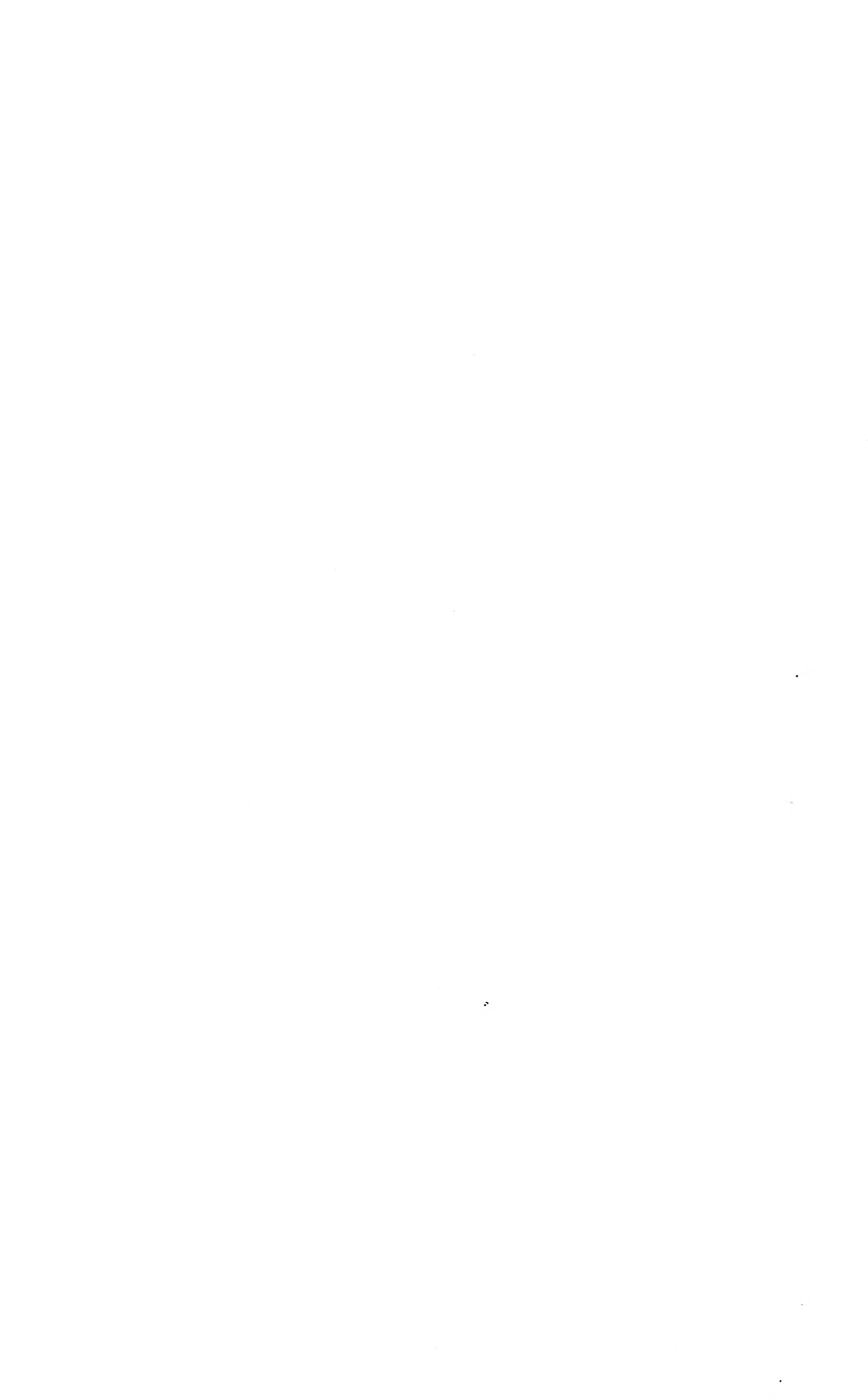












LEHRBUCH

DER

VERGLEICHENDEN

ENTWICKLUNGSGESCHICHTE

DER

WIRBELLOSEN THIERE

VON

PROF. E. KORSCHELT UND PROF. K. HEIDER
IN MARBURG i. H. IN INNSBRUCK.

ALLGEMEINER THEIL.

ERSTE LIEFERUNG.

ERSTE UND ZWEITE AUFLAGE.

MIT 318 ABBILDUNGEN IM TEXT.

JENA.
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1902.

Pierer'sche Hofbuchdruckerei Stephan Geibel & Co. in Altenburg.

Vorwort.

Wenn wir der Aufforderung des Herrn Verlegers folgten, eine Neubearbeitung des speciellen Theils unseres Lehrbuchs der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere zu unternehmen, so galt es zunächst, mit der Herausgabe des allgemeinen Theils dieses Lehrbuchs eine frühere Schuld abzutragen. In der vorliegenden Lieferung bringen wir nunmehr die Parthien des allgemeinen Theils zur Ausgabe, welche uns bereits seit längerer Zeit beschäftigten. Es schien uns richtig, die „experimentelle Entwicklungsgeschichte“ in einem besonderen Abschnitt von dem Uebrigen abzutrennen. Bei ihrer Behandlung beschränkten wir uns auf diejenigen Erscheinungen, welche sich in den Capiteln: „Antheil der äusseren Einwirkungen auf die Entwicklung, Determinationsproblem und Ermittlungen über die im Innern wirkenden Entwicklungsfactoren“ zusammenfassen liessen; die Regenerationserscheinungen zogen wir zunächst nicht in den Kreis unserer Betrachtungen, da sie noch in anderer Verbindung berücksichtigt werden sollen.

Wünschenswerth erschien es uns, dem Ausgangspunkt der Entwicklung, den Geschlechtszellen eine genauere Betrachtung zu widmen, und so findet sich ausser deren Morphologie auch ihre Entstehung eingehend behandelt. Eine Darstellung der Eireifungs- und Befruchtungsvorgänge, sowie der mit ihnen im Zusammenhang stehenden Fragen wird folgen. Weitere Capitel werden die Furchungserscheinungen, die Keimblätterbildung, die Principien der Organbildung und andere allgemeine Fragen der Entwicklung behandeln, doch wird zuvor, einem Wunsche des Herrn Verlegers entsprechend, die Neubearbeitung des speciellen Theils erfolgen. Hierbei liegt uns ganz besonders die gründliche Revision und Vervollständigung der im ersten Heft enthaltenen Capitel (Poriferen bis Echinodermen) am Herzen, da diese gegenüber den anderen Abschnitten der ersten Auflage nicht nur eine relativ

kurze Behandlung erfuhren, sondern auch in Folge des Erscheinens neuer und grundlegender Arbeiten zum grossen Theil eine völlige Umgestaltung verlangen.

Wenn sich zu unserem eigenen Bedauern eine aussergewöhnlich lange Zeit zwischen die Veröffentlichung der letzten Lieferung des speciellen Theils und dieses hier vorliegende Heft des allgemeinen Theils geschoben hat, so tragen daran hauptsächlich äussere Umstände die Schuld, vor Allem die räumliche Trennung, welche für uns seit der Berliner Zeit mit dem Uebergang in andere Stellungen verbunden war, sowie die verschiedenartigen Pflichten der letzteren selbst und die Beschäftigung mit anderen Aufgaben. Indem wir wegen dieser langen Verzögerung um freundliche Nachsicht bitten, hoffen wir nunmehr, die weiteren Lieferungen der 2. Auflage bald folgen lassen zu können.

Vielleicht erscheint es nicht ganz überflüssig, bei dieser Gelegenheit ein Wort über das Verhältniss unseres Lehrbuchs zu dem ebenso zeitgemässen wie verdienstvollen Unternehmen von O. Hertwig (Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbelthiere) zu sagen, dessen erste Lieferungen vor Kurzem erschienen. Es lag in der Natur der Sache begründet, dass wir bei Behandlung der allgemeinen Fragen die Wirbelthiere nicht ganz ausser Acht lassen konnten, und so wird es nicht zu vermeiden sein, dass die in O. Hertwig's Handbuch behandelten Gegenstände auch bei uns wiederkehren, bezw. das Umgekehrte der Fall ist. Dies zeigt sich schon jetzt bezüglich der Morphologie der Spermatozoen, welche von einem so berufenen Vertreter und Kenner dieser Fragen wie Waldeyer in der bekannten meisterhaften Weise durchgeführt wurde. Wir hoffen trotzdem, dass unsere Darstellung dieses Gebiets nicht überflüssig erscheinen wird, da sie naturgemäss weiter ausgreifen musste, wenn sie auch freilich in Folge dessen nicht in gleicher Weise erschöpfend sein konnte und sollte. Wir bedauern, dass unser Capitel „Sperma und Spermatogenese" zur Zeit des Erscheinens des bis jetzt vorliegenden ersten Theils von Waldeyer's Darstellung des Capitels Geschlechtszellen (Morphologie der Spermien) schon gedruckt wurde und die letztere von uns leider nicht mehr benutzt werden konnte; andernfalls hätten wir wohl die auf die Spermatozoen der Wirbelthiere bezüglichen Ausführungen etwas mehr zurücktreten lassen.

Bezüglich der den Capiteln IV und V beigefügten Litteraturverzeichnisse bemerken wir, dass hier nicht die gesammte, zumal ältere Litteratur Platz finden konnte, da die Verzeichnisse sonst noch weit umfangreicher hätten werden müssen, als sie es auch bei dieser Behandlung schon geworden sind; wir verweisen deshalb in ihnen bezw. im Text auf specielle oder zusammenfassende Publicationen mit den entsprechenden Litteraturangaben. Immerhin wird man die haupt-

sächlich in Betracht kommende Litteratur auch hier schon finden. Aehnliches wird später für Capitel VI und die folgenden Capitel des allgemeinen Theils gelten.

Auch an dieser Stelle möchten wir Gelegenheit nehmen, unserem verehrten Herrn Verleger, Dr. Gustav Fischer, dessen Geduld wir leider auf eine so harte Probe stellen mussten, für sein in jeder Beziehung liebenswürdiges Entgegenkommen unseren herzlichen Dank auszusprechen. Dank schulden wir ferner den Herren Professor von Kennel in Dorpat und Professor V. Häcker in Stuttgart für die freundliche Ueberlassung einiger instruktiver Zeichnungen (Fig. 252 und 278), sowie den Herren Dr. C. Tönniges, Dr. Meisenheimer und W. M. Aders, die uns ebenfalls durch Anfertigung einer Anzahl von Originalzeichnungen (Fig. 145, 147, 148, 203, 275, 276, 290, 316—318) in freundlicher Weise unterstützten.

Innsbruck und Marburg, Ende Februar 1902.

Die Verfasser.

Inhaltsverzeichniss.

Einleitung.

Erster Abschnitt.

Experimentelle Entwicklungsgeschichte.

I. Capitel.

Der Antheil äusserer Einwirkungen auf die Entwicklung.

II. Capitel.

Das Determinationsproblem.

III. Capitel.

Ermittlungen der im Innern wirkenden Entwicklungsfactoren.

Zweiter Abschnitt.

Die Geschlechtszellen, ihre Entstehung, Reifung und Vereinigung.

IV. Capitel.

Ei und Eibildung.

V. Capitel.

Sperma und Spermatogenese.

Einleitung.

A. Begriff der Entwicklung.

Unter Entwicklung verstehen wir den Ablauf jener Formveränderungen, durch welche organische Gestaltung erzeugt wird.

Diese Definition umfasst sowohl jene Gestaltungsprocesse, welche zur Bildung neuer Individuen und Stöcke führen (durch geschlechtliche Vermehrung, Theilung und Knospung), als auch jene Bildungsvorgänge, welche nur die Ausbildung von Theilen an bereits zur Entwicklung gekommenen Individuen zum Ziele haben (Regeneration, Postgeneration). Es könnte fraglich erscheinen, ob man die Regenerationsprocesse überhaupt den Entwicklungsprocessen zurechnen darf. Aber die Regenerationserscheinungen stehen in inniger Beziehung zu den Processen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung, so dass es nicht thunlich erscheint, zwischen beiden einen principiellen Unterschied zu statuiren. Wir erinnern nur an die Regeneration des Polypids der Bryozoen nach vorhergegangener Rückbildung desselben und die Uebereinstimmung dieses Vorgangs mit der Entstehung des Polypids in den Knospen.

Die eben aufgestellte Definition umfasst sowohl jene Formveränderungen, welche zur Ausbildung eines bereits früher in anderen Exemplaren realisirten Gestaltungstypus führen, als auch jene, durch welche erbliche Abänderungen von diesem Typus erzielt und somit neue Typen producirt werden. Es fallen somit sowohl die Processe der Ontogenie als auch die der Phylogenie unter den Begriff der Entwicklung im Allgemeinen. Im Grossen und Ganzen genommen bilden aber hauptsächlich die Vorgänge der Ontogenie, welche unserer Beobachtung in höherem Maasse direct zugänglich sind, den Stoff des vorliegenden Werkes. Die Phylogenie kommt hier nur in so fern in Betracht, als wir — wie wir annehmen — in der Lage sind, aus der Ontogenie auf die Stammesgeschichte zu schliessen.

Die Ontogenie oder Lebensgeschichte individueller Organismen umfasst die Reihe jener Formveränderungen, welche ein Organismus während der Dauer seiner Existenz durchläuft. Jeder Organismus ist, so lange er lebt,

einer allmählichen Umwandlung seiner Gestalt, und zwar sowohl seiner äusseren Form als auch der Gestalt der inneren Organe und der feinsten Structur derselben, unterworfen. Alle diese Veränderungen müssen zur Entwicklung des Organismus im weitesten Sinne gerechnet werden. Im Allgemeinen jedoch fasst man die Entwicklung eines Organismus in einem engeren Sinne, indem man nur die Formveränderungen, welche sich an demselben während seiner Jugendzeit bis zur Erreichung des vollkommenen Zustandes abspielen, zur Entwicklung rechnet, dagegen die Formveränderungen, welche während der Reifeperiode (z. B. während der Trächtigkeit des Weibchens) und später in der Periode der Senescenz auftreten, von dem Begriff der Entwicklung ausschliesst. Bei vielen und besonders bei den höheren Thieren ist eine derartige Eintheilung des gesammten Lebenslaufes in eine Periode aufsteigender Entwicklung (Jugendzeit), in eine Periode des vollkommenen Zustandes und eine Periode der Decadenz oder Senescenz allerdings möglich, und es gelingt hier, die Grenzen dieser einzelnen Perioden mit ziemlicher Sicherheit zu bestimmen. Bei vielen niederen Thierformen dagegen, und zwar besonders bei den festsitzenden und parasitischen Formen, lässt sich eine derartige Unterscheidung nicht treffen, indem vielfach eine Rückbildung wichtiger Organe des Körpers bereits in früheren Entwicklungsstadien sich geltend macht, so dass der Zustand der Geschlechtsreife nicht immer dem vollkommensten Verhältnisse der Organisation entspricht. So gehen die Antennen und die zusammengesetzten Augen des Cyprisstadiums der Cirripedien nach dem Festsetzen zu Grunde, die geschlechtsreifen Individuen mancher Aphiden sind mund- und darmlos, die geschlechtsreifen Zustände mancher Hydroidpolypen (Sporosacs) erscheinen in so rückgebildeter Form, dass man kaum die Organisation der Meduse an ihnen zu erkennen vermag, viele Parasiten erreichen erst in secundär rückgebildetem Zustande ihre Geschlechtsreife. Hier also müssen alle Formveränderungen, sowohl die in aufsteigender Richtung sich bewegenden als auch die Rückbildungserscheinungen, zur Entwicklung des Individuums gerechnet werden. Mit Recht sagt Driesch (Analytische Theorie der organischen Entwicklung, 1894): „Alle Formerscheinungen bis zum Tode des Organismus sind in den Begriff der Entwicklung einzuschliessen.“

Wenn wir im Allgemeinen unter Entwicklung eines Thieres gemäss einer — wie erwähnt — vielfach gebräuchlichen Einschränkung jene wichtigen Formveränderungen bezeichnen, durch welche das Thier von dem Anfange seiner individuellen Existenz zur vollendeten Form übergeführt wird, so sehen wir, dass sich ein beständiges Fortschreiten von einfacheren zu complicirteren Gestaltungsverhältnissen beobachten lässt. So erscheint uns z. B. das befruchtete Ei einfacher organisirt als die Furchungsstadien, diese erscheinen einfacher als die nächstfolgenden Stadien. Es ist aber in neuerer Zeit wieder mehrfach darauf hingewiesen worden, dass wir nicht mit Sicherheit behaupten können, dass diese anscheinende Einfachheit der früheren Entwicklungszustände auch thatsächlich existirt. Es wäre auch der Fall denkbar, dass bereits das befruchtete Ei in seinen feinsten, unserem Beobachten unerkennbaren Verhältnissen der Structur eine ebenso hohe Stufe der Complication aufweist wie der vollkommene Organismus. Wir können nur behaupten, dass in einem bestimmten Stadium der Entwicklung die Complicationen der Zusammensetzung unserem Er-

kennen zugänglich werden. „Entwicklung ist das Entstehen wahrnehmbarer Mannigfaltigkeit.“ (Roux.)

Wenn es auch richtig ist, dass die meisten und wichtigsten Entwicklungsprocesse (und vornehmlich die ersten Vorgänge bei der geschlechtlichen Entwicklung) sich für unser Beobachtungsvermögen als Production von Mannigfaltigkeit darstellen, so werden wir doch nicht ausser Augen lassen dürfen, dass viele Vorgänge der Entwicklungsgeschichte nur auf Metamorphose oder Umwandlung von schon vorhandener wahrnehmbarer Mannigfaltigkeit beruhen (Metaplasie, Virchow); ja, wir finden vielfach mit der Entwicklung Processe verbunden, durch welche bereits vorhandene Mannigfaltigkeit direct rückgebildet wird. Ein instructives Beispiel für die Umwandlung und Rückbildung bereits entwickelter Mannigfaltigkeit liefern die Vorgänge in der Puppe der Insecten sowie bei der Metamorphose der Bryozoenlarven (siehe Spec. Theil pag. 859 ff. und 1200 ff.).

Der Beginn der individuellen Entwicklung ist bei der geschlechtlichen Entwicklung mit dem Acte der Befruchtung gegeben. Insoweit sich an den Zeugungsproducten (Ei und Spermatozoon) vor der Befruchtung Veränderungen geltend machen, welche auf die spätere Entwicklung Bezug haben, welche also nicht für die vorübergehende Sonderexistenz dieser Zellen und den Mechanismus der Copulation von Bedeutung sind, hat Roux dieselben unter den Begriff der Vorentwicklung zusammengefasst.

Schwieriger dürfte es sein, den Beginn der individuellen Entwicklung bei den Processen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung im Einzelnen festzustellen. Wir werden daran festhalten müssen, dass der Beginn der Entwicklung hier in dem Momente gegeben ist, in welchem die betreffenden Zellen ihre Beziehung zu dem mütterlichen Organismus aufgegeben und sich zur Bildung eines neuen Individuums eingestellt haben. Bei der Knospung machen nur die Zellen eines beschränkten Bezirkes des mütterlichen Körpers eine derartige, unserer Beobachtung allerdings zunächst nicht zugängliche Umwandlung durch, während wir bei der Fortpflanzung durch Theilung eine diesbezügliche Umwandlung umfangreicherer Parthien des mütterlichen Körpers werden annehmen müssen.

Die individuelle Entwicklung endet mit dem Tode des betreffenden Individuums. Bei Thierstöcken möchte vielleicht auch der vollständige Untergang eines Individuums auf dem Wege allmählicher Rückbildung zu beobachten sein.

B. Arten und Phasen der individuellen Entwicklung.

Wir unterscheiden bei den Metazoen zwei Arten der individuellen Entwicklung:

I. Entwicklung aus undifferenzirtem Material, d. h. die Entwicklung aus Zellen, welche früher als Theil eines Individuums für die speciellen Zwecke desselben verwendet wurden und an den Functionen desselben participirt haben. Es wird hier Material verwendet, welches früher eine andere Bestimmung gehabt hat. Wir rechnen hierher die verschiedenen Formen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung (Knospung, Theilung) und die regenerativen

Processe (Regeneration, Postgeneration). Die Fähigkeit zu derartigen Entwicklungsprocessen ist in der Reihe der Metazoen in sehr verschiedener Weise vertheilt. Wenn schon die Fähigkeit der Regeneration nach der Höhe der Organisation und dem Alter der Individuen eine sehr verschiedene ist, so finden wir die Fähigkeit der ungeschlechtlichen Vermehrung vorwiegend in den tieferstehenden Gruppen der Metazoen verbreitet.

II. Entwicklung aus specifischem Keimmaterial. Es ist die Entwicklung aus Zellen, welche vom Anfang an für diese Function bestimmt waren. Sie umfasst die verschiedenen Formen der geschlechtlichen Zeugung. Es scheint nach den neueren Untersuchungen, dass die Keimzellen in allen Fällen ein Material darstellen, welches vom Anfang der Entwicklung an für die speciellen Zwecke der Fortpflanzung reservirt wurde. Während man früher vielfach annahm, dass bei niederen Metazoen (Spongien, Coelenteraten) Körperzellen die Fähigkeit haben, sich in Keimzellen umzuwandeln, ist eine derartige Möglichkeit in neuerer Zeit unwahrscheinlich geworden. (Vgl. diessbezüglich die Untersuchungen von Maas und Brauer.)

Die geschlechtliche Fortpflanzung muss als die normale Art der Vermehrung bei sämmtlichen Metazoen bezeichnet werden. Es gibt kein Metazoon, in dessen Zeugungskreis die geschlechtliche Fortpflanzung vermisst würde. Eine scheinbare Ausnahme bildet Trichoplax, über dessen geschlechtliche Fortpflanzung bisher noch nichts bekannt geworden ist, welcher Form sich Protohydra und einige andere anreihen.

Die beiden hier unterschiedenen Arten der Entwicklung stimmen im Wesentlichen mit den von Roux für die höheren Metazoen aus einander gehaltenen Typen der atypischen (s. regulatorischen) und der typischen (s. normalen, directen) Entwicklung überein. Da Roux bei dieser Distinction die Processe der ungeschlechtlichen Vermehrung unberücksichtigt gelassen hat und der Ausdruck „directe Entwicklung" bisher zum Unterschiede von „Metamorphose", also in anderer Weise, verwendet wurde, so glaubten wir von der Annahme dieser Bezeichnungsweise absehen zu sollen.

Man hat bisher an der Entwicklung aus dem befruchteten Ei mehrere Perioden unterschieden:

I. Die Periode der embryonalen Entwicklung. Sie reicht von der Befruchtung des Eies bis zum Ausschlüpfen des Individuums aus den Eihüllen oder Embryonalhüllen resp. bis zur Geburt und dem Antritt eines freien, selbstständigen Lebens. Allerdings ist die Selbstständigkeit bei vielen Formen eine beschränkte, insoweit Brutpflege die weitere Entwicklung vermittelt. So lange das sich entwickelnde Individuum von Eihüllen oder Embryonalhüllen umgeben ist, bezeichnen wir es als Embryo. Bei jenen Formen, deren Eier ohne Hüllen abgelegt werden, müsste man die Grenze dieses Abschnittes an jenen Augenblick setzen, in welchem zuerst selbstständige locomotorische Bewegungen (eventuell Flimmerbewegungen) zu beobachten sind.

II. Die Periode der Jugendstadien. Sie reicht von der Geburt des Embryos bis zur Erreichung des sog. vollkommenen oder ausgebildeten Zustandes. Für diese Periode hat man vor Allem die Unterscheidung der directen und indirecten Entwicklung aufgestellt.

indem man als directe Entwicklung jene Form bezeichnete, bei welcher die Jugendstadien schon von der Geburt an dem ausgebildeten Zustande ziemlich ähnlich sind und durch allmähliche Wachsthumsprocesse in den ausgebildeten Zustand übergeführt werden. Bei der indirecten Entwicklung (Larvenentwicklung oder Metamorphose) ist dagegen das Jugendstadium (Larve) von dem ausgebildeten Zustande (Imago) wesentlich verschieden. Es zeichnet sich durch den Besitz von provisorischen oder Larvenorganen aus und wird durch tiefer eingreifende Umwandlungsvorgänge in den ausgebildeten Zustand übergeführt.

III. Die Periode des ausgebildeten oder vollkommenen Zustandes, in welcher meist die Geschlechtsreife erreicht wird.

IV. Die Periode der Senescenz.

Diese Eintheilung ist mehr auf äusserliche Merkmale begründet und macht keinen Anspruch auf strengere wissenschaftliche Fundirung. Es zeigt sich, dass die nächstverwandten Formen sich bezüglich der Dauer der einzelnen Entwicklungsperioden vielfach unterscheiden, indem bei den einen z. B. die Geburt früher eintritt als bei den anderen. Die Periode I und II sind vielfach nicht scharf von einander zu trennen, so bei Formen, deren Eier ohne Eihüllen abgelegt werden, oder bei Formen, bei denen die Jungen die Eihüllen verlassen, aber noch im Mutterkörper verbleiben. Noch weniger scharf ist die Grenze zwischen Periode II und III. Viele Formen werden schon als Larven geschlechtsreif. Die Periode IV ist häufig überhaupt nicht deutlich zu unterscheiden. Vgl. das oben pag. 2 über diesen Punkt Gesagte.

Neuerdings hat Roux an der Entwicklung aus dem befruchteten Ei zwei Hauptperioden unterschieden:

I. Die Periode der organbildenden Entwicklung, in welcher die Organe angelegt und bis zur Befähigung zum Beginne einer specifischen Functionsweise ausgebildet werden.

II. Die Periode der functionellen Entwicklung, innerhalb welcher die Organe ihre specifische Function bereits ausüben und — wie sich bereits mehrfach gezeigt hat — durch diese Functionsvollziehung zugleich in ihrer weiteren Ausbildung gefördert werden.

Die Abgrenzung dieser beiden Perioden ist für die einzelnen Organe eine verschiedene, da dieselben in verschiedenen Momenten der Entwicklung in Function treten. So treten z. B. beim Hühnchen das Herz und die Organe des Circulationssystems viel früher in Function als das Gehirn, die Sinnesorgane etc.

C. Begriff und Eintheilung der Entwicklungsgeschichte.

Entwicklungsgeschichte ist eine beschreibende Darstellung der Entwicklungsprocesse der Organismen.

Eine erschöpfende Beschreibung der Entwicklungsvorgänge würde sich nur bei vollkommener Erkenntniss derselben geben lassen. Eine solche würde dann nicht bloss eine Darstellung des gesammten Entwicklungsgeschehens, sondern auch die Angabe der diese Vorgänge bewirkenden Ursachen umfassen. „Einen Naturvorgang begreifen,“ sagt Nägeli, „heisst gleichsam nichts Anderes als ihn denkend wiederholen, ihn in Gedanken hervorbringen.“ Unter der Voraussetzung vollständiger Erkenntniss würden wir für die Entwicklungsgeschichte

an dem von KIRCHHOFF für die Mechanik aufgestellten Grundsatze festhalten können, indem er als die Aufgabe der Mechanik bezeichnet: die in der Natur vor sich gehenden Bewegungen vollständig und auf die einfachste Weise zu beschreiben.

Von einer vollständigen Erkenntniss der Entwicklungsvorgänge sind wir noch weit entfernt. Wir nähern uns diesem Ziele auf zwei verschiedenen Wegen, denen zwei Richtungen der Entwicklungsgeschichte entsprechen:

I. Die descriptive Entwicklungsgeschichte. Sie umfasst eine Darstellung der sichtbaren Formveränderungen während des Entwicklungsprocesses und repräsentirt im Wesentlichen die morphologische Seite der Entwicklungsgeschichte.

II. Die experimentelle Entwicklungsgeschichte. Sie sucht die unserem Beobachten zunächst verborgenen und durch das einfache Verfolgen des normalen Entwicklungsablaufes nur in ungenügender Weise erkennbaren Ursachen des Entwicklungsgeschehens auf anderem Wege zu ergründen, indem sie sich vor Allem des nach analytischer Feststellung der vorliegenden Möglichkeiten angestellten Experimentes bedient. Sie führt zu einer Physiologie der Entwicklung. Man hat diese Richtung in neuerer Zeit auch vielfach als Entwicklungsmechanik bezeichnet, — eine Bezeichnung, in welcher der Ausdruck „Mechanik" in weiterem Sinne als in dem gewöhnlichen der Physiker verwendet wird, und welcher wohl die Ueberzeugung zu Grunde liegt, dass die in der Entwicklung der Organismen zu beobachtenden Veränderungen sich in letzter Linie auf die einfachen Gesetze der Mechanik zurückführen lassen dürften.

Ein Gegensatz der beiden genannten Richtungen in Hinsicht auf ihre Ziele besteht nicht. Beide streben nach möglichst vollständiger Erkenntniss der Entwicklungsvorgänge. Mit Rücksicht auf die von mancher Seite geäusserte Meinung, dass nur die experimentelle Entwicklungsgeschichte die Kenntniss ursächlicher Beziehungen fördere, muss darauf hingewiesen werden, dass solche Beziehungen auch von der descriptiven Richtung aufgedeckt werden. Jede Beschreibung eines in der Zeitenfolge ablaufenden gesetzmässigen Geschehens muss nothwendiger Weise causale Beziehungen enthüllen, da in den vorhergehenden Zuständen eines Systems die Ursachen für die nachfolgenden gelegen sind. In diesem Sinne hat man gesagt, dass jedes Stadium der Entwicklung die Ursache für das nächstfolgende darstellt. Der gleiche Grad allgemeinerer causaler Beziehungen kommt den phylogenetischen Ableitungen zu. Aber auch speciellere ursächliche Beziehungen sind auf dem Wege directer Beobachtung erkannt worden, so das Princip der organbildenden Keimbezirke, die Einstellung der Kernspindel nach der Richtung der grössten Plasmaansammlung, der Einfluss des Nahrungsdotters etc. Wenn der experimentellen Methode ein grösserer Grad von Exactheit zuerkannt werden muss, so ist andererseits nicht zu verkennen, dass der Deutung der durch Experimente erhaltenen Ergebnisse auf diesem Gebiete vielfach grosse Schwierigkeiten gegenüberstehen. „In der That ist es weit leichter, zu beobachten, dass ein Umstand in einem gegebenen Falle überhaupt Einfluss habe, als zu ermitteln, welchen Einfluss er hat." (MACH.)

Litteratur.

Brauer, A. *Ueber die Entwicklung von Hydra. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 52. Bd. 1891.*

Brauer, A. *Ueber die Entstehung der Geschlechtsproducte und die Entwicklung von Tubularia mesembryanthemum Allm. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 52 Bd. 1891.*

Driesch, H. *Analytische Theorie der organischen Entwicklung. Leipzig. 1894.*

Maas, O. *Ueber die erste Differenzirung von Generations- und Somazellen bei den Spongien. Verhandl. Deutsch. Zool. Ges. III. Vers. Göttingen. 1894.*

Maas, O. *Die Embryonalentwicklung und Metamorphose der Cornacuspongien. Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. 7. Bd. 1893.*

Roux, W. *Einleitung zu den Beiträgen zur Entwicklungsmechanik des Embryo. Zeitschr. f. Biologie. 21. Bd. 1885, und in: Gesammelte Abhandlungen. 2. Bd. No. 13.*

Roux, W. *Beitr. z. Entwicklungsmechanik etc. No. III. Ueber die Bestimmung der Hauptrichtungen des Froschembryo im Ei und über die erste Theilung des Froscheies. Breslauer ärztliche Zeitschr. 1885. In Ges. Abhandl. 2. Bd. No. 20.*

Roux, W. *Ueber die Specification der Furchungszellen etc. Biol. Centralbl. 13. Bd. 1893. Ges. Abh. 2. Bd. No. 28.*

Roux, W. *Die Methoden zur Herrorbringung halber Froschembryonen etc. Anat. Anz. 9. Bd. 1894. Ges. Abh. No. 31.*

Roux, W. *Einleitung zum Archiv für Entwicklungsmechanik. Arch. f. Entw.-Mech. I. Bd. 1894.*

Roux, W. *Für unser Programm und seine Verwirklichung. Arch. f. Entw.-Mech. 5. Bd. 1897.*

Erster Abschnitt.

Experimentelle Entwicklungsgeschichte.

A. Aufgaben der experimentellen Entwicklungsgeschichte.

Die experimentelle Entwicklungsgeschichte hat die Aufgabe, die Ursachen der bei der Entwicklung vor sich gehenden Formveränderungen zu ermitteln, insoweit dieselben nicht von der descriptiven Entwicklungsgeschichte festgestellt werden. Die Ursachen jeder Veränderung werden als Kräfte resp. Energieen bezeichnet. Da uns dieselben jedoch nur durch ihre Wirkungen bekannt werden, wobei jede derselben durch die besondere Art ihrer Wirkung gekennzeichnet ist, so empfiehlt es sich, nach dem Vorgange von Roux, die Entwicklung der gestaltenden Wirkungsweisen als Aufgabe der experimentellen Entwicklungsgeschichte hinzustellen. Da bei jeder Veränderung mehrere derartige Wirkungsweisen thätig sind, so haben wir für jeden Entwicklungsvorgang sämmtliche an demselben ursächlich betheiligten Componenten aufzusuchen und jede derselben nach ihrer Oertlichkeit, Zeit, Richtung, Grösse und Qualität zu bestimmen.

Insofern wir es bei der Entwicklung jedenfalls mit einem sehr complicirten System zu thun haben, tritt unter den oben angeführten Aufgaben die Ermittlung der Localisation der gestaltenden Wirkungsweisen in den Vordergrund des Interesses. Dieselbe ist vielfach mit der Ermittlung der Zeit auf das Innigste verbunden. Wir können diesen Fragen schon jetzt in vielen Fällen mit Hilfe der experimentellen Methode näher treten, ohne im Einzelnen die einer Veränderung zu Grunde liegende Ursache in ihre einzelnen Componenten zerlegen zu können, und thatsächlich hat sich ein grosser Theil der bisher vorliegenden Untersuchungen mit diesen Ermittlungen beschäftigt. Erst im weiteren Verlaufe der Untersuchungen wird die Erforschung der an einem Entwicklungsvorgange betheiligten Componenten und ihrer Qualität und schliesslich die ihrer Richtung und Grösse möglich sein.

Litteratur.

Roux, W. *Einleitung zum Archiv f. Entwicklungsmech. 1. Bd. 1894.*

Roux, W. *Für unser Programm und seine Verwirklichung. Arch. f. Entwicklungsmech. 5. Bd. 1897.*

B. Specifische Ursachen und Vorbedingungen. Selbstdifferenzirung, abhängige Differenzirung und passive Differenzirung.

Als Ursachen einer Veränderung muss man all jene Umstände bezeichnen, deren zeitliches und örtliches Zusammentreffen dieselbe mit Nothwendigkeit hervorruft. Wenn z. B. ein Billardball durch einen Stoss in Bewegung gesetzt wird, so ist nicht bloss der Stoss die Ursache dieser Bewegung, sondern auch die Umstände, unter denen sich der Billardball vor dem Stosse befunden hat. Man pflegt populärer Weise einfach als die Ursache einer Veränderung nur jenen Umstand zu bezeichnen, auf dessen Hinzutreten die Veränderung unmittelbar erfolgt, also in unserem Beispiele den Stoss, während die schon früher vorhandenen, dauernd wirksamen Umstände als Vorbedingungen bezeichnet werden.

Insoweit Thatsachen der Entwicklungsgeschichte in Frage kommen, ist es von Wichtigkeit, ohne Rücksicht auf diese willkürliche, populäre Unterscheidung mit Roux die **specifischen Ursachen** eines Entwicklungsvorgangs von den **Vorbedingungen** oder **indifferenten Ursachen** desselben zu unterscheiden.

Als specifische Ursachen eines organischen Gestaltungsvorganges bezeichnet Roux diejenigen Componenten, durch welche die specifische Natur des Vorganges bestimmt wird, als Vorbedingungen oder indifferente Ursachen dagegen diejenigen Umstände, welche zwar auch für das Eintreten des Geschehens unerlässlich sind, welche aber, wie z. B. die Zufuhr von Wärme, Sauerstoff, Nahrungsmaterial, vielfach — soweit wir wissen — auf die specifische Natur der Gestaltungsvorgänge keinen directen Einfluss ausüben.

Wenn z. B. in einem Aquarium die neben einander befindlichen Eier einer Meduse, eines Wurmes und eines Fisches sich gleichzeitig entwickeln, so ist es klar, dass in diesem Falle die specifischen Ursachen der Entwicklung, d. h. die Ursachen, welche die drei specifisch verschiedenen Endresultate der Gestaltungsvorgänge hervorrufen, in der Eistructur zu suchen sind, während die von aussen auf die Eier einwirkenden Umstände, wie die Zufuhr von Sauerstoff, Wärme etc., nur als indifferente Ursachen oder Vorbedingungen zu bezeichnen sind, da sie ja auf jedes der drei Eier in gleicher Weise einwirken.

Da aber auch die Vorbedingungen für den normalen Ablauf der Entwicklung unerlässlich sind, so können durch eine Abänderung derselben auch Veränderungen des Entwicklungsablaufes, die dann als Störungen zu betrachten sind, gesetzt werden. Da die einzelnen Theile des Eis auf derartige Abänderungen in verschiedener Weise reagiren, so können durch Veränderungen der Vorbedingungen auch specifisch veränderte Endresultate des Entwicklungsprocesses erzielt werden. Wir müssen dann annehmen, dass die specifischen Ursachen durch die veränderten Vorbedingungen afficirt worden sind. Wenn wir die specifischen Ursachen des Entwicklungsganges in der Eistructur gegeben erblicken, so werden wir annehmen, dass durch eine Veränderung der Vorbedingungen die Eistructur abgeändert wurde.

Durch eine derartige Annahme wird der Unterschied zwischen specifischen Ursachen und Vorbedingungen in keiner Weise aufgehoben. Wir

können dann als specifische Ursachen diejenigen bezeichnen, durch welche bei einem bestimmten Stand der Vorbedingungen das specifische Resultat erreicht wird. Wenn wir beispielsweise als specifische Ursache für den Bau eines Hauses den vom Architecten entworfenen Bauplan erkennen, so kann es sich sehr wohl ereignen, dass während der Durchführung des Baues etwa durch ein eintretendes Erdbeben oder durch geänderte Dispositionen des Bauherrn eine Abänderung des Bauplanes nötig wird. Wir erkennen hieraus, dass der Architect bei dem Entwurf seines Bauplanes mit gewissen, das Specifische seines Planes nur indirect beeinflussenden Bedingungen gerechnet hat.

Wir bezeichnen mit Roux als **Selbstdifferenzirung** eines abgegrenzten oder abgegrenzt gedachten Gebietes oder Theiles diejenige Veränderung desselben, deren specifische Ursachen in dem gestalteten Gebiete oder Theile selbst liegen. Liegen nicht bloss die specifischen Ursachen der Veränderung, sondern sämmtliche in Frage kommenden Componenten in dem sich veränderndem Gebiete selbst, so sprechen wir von vollkommener Selbstdifferenzirung. Ganz vollkommene Selbstdifferenzirung kann überhaupt nicht vorkommen, da kein System seinen Bewegungszustand ohne äussere Einwirkungen verändern kann. Es muss zum Mindesten der erste Anstoss oder die Auslösung hierzu von aussen kommen. Als unvollkommene Selbstdifferenzirung wird jene Veränderung bezeichnet, bei welcher die specifischen Ursachen derselben in dem gegebenen Systeme liegen, zu deren Zustandekommen aber überdies noch Zufuhr von Energie von aussen in der Form von Wärme oder Sauerstoff etc. nöthig ist, insofern die letztere nur zu den Vorbedingungen der eintretenden Veränderung gerechnet werden kann.

Dagegen bezeichnet man als **abhängige Differenzirung** jene Gestaltungsvorgänge, bei denen die specifischen Ursachen zum Theil von aussen her auf das in Betracht gezogene System einwirken. Als **passive Differenzirung** würden wir jene Formveränderungen zu bezeichnen haben, bei denen sämmtliche die Veränderung bewirkenden Componenten von aussen her einwirken.

Durch die angeführten Unterscheidungen wird demnach die Oertlichkeit der Ursachen eines Gestaltungsvorganges näher bezeichnet.

Litteratur.

Roux, W. *Einleitung zum Archiv f. Entwicklungsmech. 1. Bd. pag. 15 u. ff., sowie die im Sachregister des II. Bandes seiner gesammelten Abhandlungen unter dem Schlagwort „Selbstdifferenzirung“ angeführten Stellen früherer Abhandlungen. 1894.*

Wagner, F. v. *Einige Bemerkungen zu O. Hertwig's Entwicklungstheorie. Biol. Centralbl. 15. Bd. 1895.*

I. Capitel.

Der Antheil äusserer Einwirkungen auf die Entwicklung.

Die erste hinsichtlich der Ursachen der Entwicklung uns entgegentretende Frage ist die nach der Bedeutung äusserer Einwirkungen auf die Entwicklung des Eis. Man hat dieser Frage durch eine grosse Reihe von Versuchen näher zu treten gesucht, indem man die Entwicklung der Eier unter den verschiedensten künstlich gesetzten, von der Norm abweichenden Entwicklungsbedingungen studirte. Es ergab sich hierbei als allgemeines Resultat ein hoher Grad von Unabhängigkeit des Entwicklungsganges von den äusseren Einwirkungen. Schon Dareste, welcher durch verschiedene Mittel die mannigfaltigsten Missbildungen des Hühnchen-Embryos hervorrief, kam zu der Ueberzeugung, dass die specifischen Ursachen für die Entwicklung in dem Ei selbst gelegen seien, und dass man sämmtliche künstlich hervorgerufenen Missbildungen auf gewisse Störungen und Hemmungen des typischen Entwicklungsganges zurückzuführen im Stande sei. Dareste war nicht in der Lage, vorher anzugeben, welche Missbildungen als Resultate der von ihm gesetzten Abänderungen der Entwicklungsbedingungen entstehen würden.

Die Entwicklung des Eis als Ganzes ist demnach als Selbstdifferenzirung zu bezeichnen.

In neuerer Zeit haben vor Allem die Versuche über den Einfluss der Schwerkraft auf die Entwicklung des Embryos für die Entscheidung der hier vorliegenden Frage Einfluss gewonnen, daher wir dieselben bei der Aufzählung der Experimente über den Einfluss äusserer Agentien auf die Entwicklung in erster Linie anführen.

1. Der Einfluss der Schwerkraft auf die Entwicklung.

Die erste Anregung zu diesbezüglichen Untersuchungen ging von Pflüger aus. Pflüger glaubte einen bestimmten gestaltenden Einfluss der Schwerkraft auf das sich entwickelnde Ei, speciell der Amphibien, annehmen zu müssen, er glaubte, dass die Hauptrichtungen des Froschembryos von der Schwerkraft bestimmt werden, und dass diess nur „der specielle Fall eines allgemeineren, noch unbekannten

Gesetzes“ sei, wonach „die Schwerkraft die Organisation beherrscht“.

Dieser Gedanke stützte sich auf die Beobachtung, dass das Froschei sich sowohl vor der Befruchtung als auch während der ersten Stadien der Entwicklung (ähnlich wie das Hühnerei) in ganz bestimmter Weise zur Richtung der Schwerkraft einstellt. Das kugelrunde Ei des Frosches lässt an seiner Oberfläche einen kleineren, weissen, runden Abschnitt und einen grösseren, schwarzen Abschnitt, der den übrigen Theil der Oberfläche einnimmt, erkennen (Fig. 1). Die Linie, welche die Mitten dieser Theile der Oberfläche verbindet, ist die Eiaxe (Fig. 1 *aa'*); sie geht von der Mitte des schwarzen Abschnittes (oberer oder animaler Pol) zur Mitte des weissen (unterer oder vegetativer Pol). Die Substanzen des Eis sind nach dieser Eiaxe in der Weise regelmässig angeordnet, dass die grössere Ansammlung des specifisch leichteren Bildungsdotters dem animalen Pole genähert ist, während die grössere Masse des specifisch schwereren Nahrungsdotters der vegetativen Hälfte des Eis angehört.

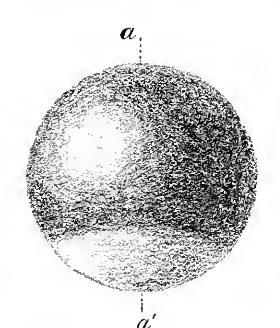


Fig. 1. Ei von Rana fusca nach erfolgter Befruchtung in normaler Position.
aa' Eiaxe.

Das Ei des braunen Frosches (Rana fusca) wird nach erfolgter Befruchtung durch den richtenden Einfluss der Schwere in Folge des eben erwähnten Unterschiedes des specifischen Gewichtes seiner Theile in der Weise eingestellt, dass der schwarze Pol nach oben, der weisse nach unten gerichtet ist und die Eiaxe normaler Weise ganz senkrecht steht. Diese Einstellung erfolgt durch Drehung des Eis innerhalb der Gallerthülle. Es ist dann bei der Ansicht von oben von dem weissen Theile der Oberfläche nichts zu sehen. Wenn sich das Ei furcht, so stehen die Ebenen der beiden ersten Furchen (Meridionalfurchen) ebenfalls senkrecht, die Ebene der dritten Furche steht wagrecht. Die Furchungsaxe, welche mit der Eiaxe zusammenfällt, steht senkrecht. Dementsprechend sind die Ebenen aller späteren Meridionalfurchen ebenfalls senkrecht, die der Aequatorialfurchen dagegen wagrecht.

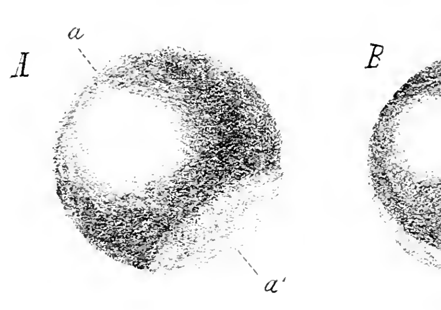
Ferner haben Newport und neuerdings Roux und Pflüger nachgewiesen, dass die erste zur Ausbildung kommende Meridionalfurche normaler Weise der Medianebene des künftigen Embryos entspricht[1]).

An den Eiern des grünen Wasserfrosches (Rana esculenta s. viridis) beobachtete Roux, dass sich die Eiaxe normaler Weise nicht senkrecht, sondern schief einstellt (Fig. 2 *A*), so dass

[1]) Die senkrechte Einstellung der Eiaxe ist für das Ei von R. fusca die Norm. Häufig jedoch stellt sich die Eiaxe schief ein (Born, Roux). Nicht immer entspricht die erste auftretende Meridionalfurche der späteren Medianebene. In manchen Fällen steht sie darauf senkrecht, und erst die zweitgebildete Meridionalfurche entspricht der Medianebene. Es ist diess ein Anachronismus der Entwicklung, indem die zweite Furche früher gebildet wird als die erste. Letzteres Verhalten findet sich besonders häufig bei Eiern in sog. Zwangslage (Roux), aber auch ohne Zwangslage bei Eiern am Ende der Laichperiode, die zu abnormer Entwicklung hinneigen.

bei der Ansicht von oben (Fig. 2 *B*) nicht bloss die braune Eihälfte, sondern an einer Seite noch ein mondsichelförmiger Abschnitt des gelblichweissen unteren Poles zu sehen ist. Die erste (meridionale) Furchungsebene steht auch hier senkrecht, sie geht durch die Eiaxe und durch den höchsten Punkt der von oben sichtbaren gelblichen Randsichel (Fig. 2, *m m*). Roux beobachtete ferner, dass schon das unbefruchtete Ei von Rana esculenta, ja noch ganz unreife Eierstockeier, ferner unbefruchtete Eier, welche durch Kochen in Wasser getödtet und aus der Gallerthülle ausgeschält waren, die gleiche Schrägstellung wie das lebende befruchtete Ei einnahmen, wenn man sie in einer Flüssigkeit von entsprechendem specifischem Gewichte (Wasserglas, Gummilösung) schwimmen liess.

Wenn schon diese Beobachtungen am normal sich entwickelnden Froschei darauf hinzudeuten schienen, dass die Schwere auf den Furchungsablauf des Froscheis einen richtenden Einfluss ausübt, so wurde Pflüger in seiner Ansicht noch mehr durch gewisse Beobachtungen an Froscheiern in sog. Zwangslage bestärkt. Das Froschei



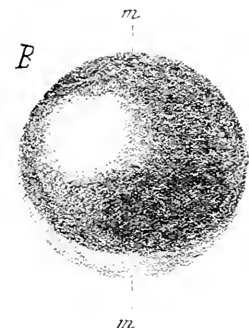


Fig. 2. Ei von Rana esculenta nach erfolgter Befruchtung, in normaler Position.
A Seitenansicht, *B* Ansicht von oben. *aa'* Eiaxe, *mm* Ebene der ersten Furche.

kann sich innerhalb der Gallerthülle nur dann drehen, wenn die Gallerthülle durch Wasseraufnahme einen gewissen Grad von Quellung erlangt hat. Lässt man die Gallerthülle nur wenig aufquellen, so kann sich das Ei innerhalb derselben nicht drehen. Das ist die sog. Zwangslage. Pflüger beobachtete, dass, wenn man Froscheier in Zwangslage unter künstlich erzeugter Schiefstellung der Eiaxe erhält, dann die Furchungsaxe auch senkrecht steht. Die erste Furchungsebene braucht nicht in die Eiaxe zu fallen, sondern kann in jedem beliebigen Winkel zur Eiaxe stehen. Dagegen ist die Medianebene des Embryos stets eine Ebene, welche senkrecht steht (d. h. in der Richtung der Schwerkraft) und mit der Eiaxe zusammenfällt. Diejenigen Parthien des Eis, welche oben zu liegen kommen (also dem oberen Pole der Furchungsaxe entsprechend), furchen sich rascher als die unteren, selbst wenn es Theile der weissen Oberfläche sind, welche sich bei normaler Einstellung, als dem vegetativen Pole angehörig, langsamer zu furchen pflegen.

Aus diesen Beobachtungen glaubte Pflüger ableiten zu können, dass der Furchungsablauf sowie die Medianebene des Embryos und in Folge dessen auch der Ort der Ausbildung des Nervensystems etc. durch den richtenden Einfluss der Schwerkraft bestimmt werden. Dagegen haben schon Roux und O. Hertwig vermuthet, dass

diese scheinbare Abhängigkeit des Entwicklungsablaufes von dem richtenden Einfluss der Schwerkraft nur in Folge des oben erwähnten ungleichen specifischen Gewichtes der Eitheile zu Tage trete. Bei den Eiern in Zwangslage wird nur die zähe Eirinde an die Gallerthülle fixirt, dagegen erfahren die leichtflüssigeren inneren Eimassen, entsprechend ihrem specifischen Gewichte, eine Umordnung, welche zu dem gleichen Resultate führt, als wenn das Ei überhaupt nicht in Zwangslage gehalten worden wäre. Während das normale Ei als Ganzes innerhalb der Gallerthülle rotirt, rotirt bei den Eiern in Zwangslage nur die innere Parthie des Eis innerhalb der festgehaltenen Eirinde. Diese Umordnung der inneren Theile des Eis

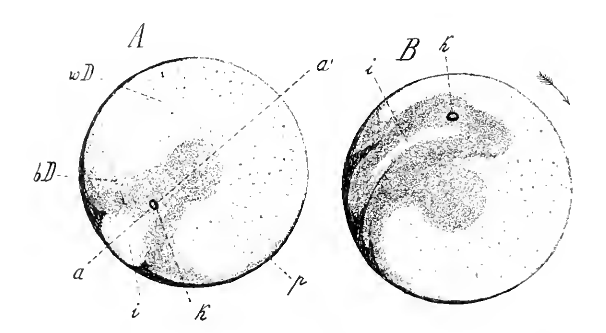


Fig. 3. Schnitte durch Froscheier, welche in anormaler Position in Zwangslage erhalten werden. (Schemata nach Born.)

A zeigt die Vertheilung des braunen Dotters (*bD*) und weissen Dotters (*wD*) im Momente des Aufsetzens zu Beginn des Experimentes. Der helle Innenfleck bezeichnet bei normaler Haltung den oberen Pol (*a* links unten), während die Mitte des weissen Feldes bei *a'* rechts oben den (normaler Weise) unteren Pol der Eiaxe kennzeichnet. Der braune Dotter ragt zapfenförmig in den weissen vor.

B zeigt die unter Einfluss der Schwerkraft erfolgenden Verlagerungen im Inneren. Durch den Pfeil ist die Strömungsrichtung gekennzeichnet.

aa' Eiaxe, *bD* brauner Dotter, *i* heller Innenfleck, *k* Furchungskern, *p* oberflächliche Pigmentrinde, *wD* weisser Dotter.

nach ihrem specifischen Gewichte hat Born durch directe Beobachtung nachweisen können. (Vgl. Fig. 3.)

Um zu untersuchen, in wie weit die Schwerkraft einen richtenden, also gestaltenden Einfluss auf das Froschei ausübt, hat Roux diese richtende Einwirkung dadurch ausgeschaltet, dass er die Froscheier während ihrer Entwicklung beständig in verschiedene Lagen zur Richtung der Schwerkraft brachte. Es geschah diess mittelst eines Apparates, in welchem die Froscheier in einer verticalen Ebene rotirten, und zwar so langsam, dass kein erheblicher Einfluss der Centrifugalkraft zu verspüren war. Die Froscheier waren hierbei in nasse Watte verpackt und rotirten um eine wagrechte Axe mit Umdrehungsdauer von 1—2 Minuten bei einem Radius von 1—8 cm. Es zeigte sich, dass die hellen Pole der so rotirenden Eier einer Packung innerhalb der Gallerthülle nach den verschiedensten Seiten gerichtet waren, woraus hervorgeht, dass weder die Schwerkraft noch die Centrifugalkraft eine einstellende Wirkung auf die Eier ausgeübt hatte. Trotzdem entwickelten sich diese Eier in der normalen Zeit auf völlig normale Weise. Um dem Einwande zu begegnen, dass

durch die gleichmässige Bewegung und langsame Umdrehungsgeschwindigkeit des Apparates ein gewisser ordnender und richtender Einfluss auf die Eier ermöglicht sei. besonders in einer senkrecht zur Rotationsebene stehenden Linie, befestigte ROUX an dem Rotationsapparate ein zur Hälfte mit Flüssigkeit gefülltes Reagensglas, in welchem sich isolirte Eier befanden, die demnach bei jeder Umdrehung zwei Mal in verschiedener Weise durch einander geschüttelt wurden. Auch diese „Ueberschlagseier" entwickelten sich normal. Die Furchungsaxe derselben fiel mit der Eiaxe zusammen.

Es ergiebt sich aus diesen Versuchen, dass „die Schwerkraft für die Entwicklung nicht unerlässlich nöthig ist, und dass ihr keine nothwendige richtende und die Differenzirung veranlassende Wirkung zukommt".

Aehnliche Rotationsversuche hatte bereits früher A. RAUBER angestellt. RAUBER hat jedoch die Eier in einer wagrechten Ebene rotiren lassen, was zur Folge hatte, dass die Schwerkraft gar nicht in jedem Momente in einer anderen Richtung auf das Ei wirkte. Ferner war die Umdrehungsgeschwindigkeit eine so grosse, dass die Centrifugalkraft auf die Eier einstellend wirkte. Diese Versuche waren daher nicht geeignet, bezüglich der vorliegenden Frage eine Entscheidung herbeizuführen.

Neuerdings vertritt vor Allen O. SCHULTZE einen dem PFLÜGER'schen verwandten Standpunkt, indem er auf Grund mannigfach variirter Klinostatenversuche, ferner durch Versuche an Eiern in Zwangslage mit zu bestimmten Zeiten erfolgender Umdrehung derselben etc. zu erweisen sucht, dass normale Gravitationswirkung unbedingt ein nothwendiger Factor für die Entwicklung ist, sowie dass die Fähigkeit des Eis, im Laufe der Entwicklung innerhalb seiner Hüllen frei beweglich zu sein, ein unbedingtes Erforderniss für die normale Entwicklung bildet. Es würde uns zu weit führen, die Details der auf diesem Gebiete zwischen ROUX und O. SCHULTZE geführten Controverse zu referiren. Im grossen Ganzen scheint uns die Beweisführung von ROUX noch heute durchaus festzustehen. Es sei erwähnt, dass ROUX die abweichenden Ergebnisse O. SCHULTZE's zum Theil auf die eigenartige Versuchsanordnung, zum Theil auf die Verwendung von geschwächtem Eimaterial (zu Ende der Laichperiode) zurückführen konnte und im Uebrigen gewisse Resultate von O. SCHULTZE anders deutet, als dieses von Seiten dieses Autors geschehen war.

Wenn wir von den Froscheiern zu anderen Objecten übergehen, so waren den Zoologen schon seit Langem zahlreiche Thatsachen der normalen Entwicklung bekannt, welche darauf hinwiesen, dass von einem allgemeinen Gesetze des richtenden Einflusses der Schwerkraft, welche die Entwicklung der Organismen beherrschen sollte, nicht die Rede sein könnte. Schon der Gedanke daran, dass das sich entwickelnde Ei der Säugethiere und des Menschen im Mutterleibe die verschiedensten Stellungen einnimmt, je nachdem die Mutter steht, liegt oder sitzt, musste vor derartigen Verallgemeinerungen warnen. Die Insecteneier entwickeln sich normal, wenn sie in den verschiedensten Lagen an Blättern, Pflanzenstengeln etc. angeklebt sind. Die Eier des Ringelspinners (Gastropacha neustria) werden dicht neben einander ringförmig um einen Zweig angeordnet, derart, dass die einzelnen Eier in den verschiedensten Stellungen zur Richtung der Schwerkraft gelagert erscheinen. Die Eier im Brutsacke von Branchipus werden beständig hin und her geworfen, ebenso wie die an den Pleopoden der macruren Crustaceen angeklebten Eier durch die Bewegung dieser Beine einer steten Lageveränderung aus-

gesetzt sind. Auf ein sehr schönes Beispiel nach dieser Richtung hat uns METSCHNIKOFF aufmerksam gemacht. Es ist die Colonie von Lacinularia socialis. Die einzelnen Individuen sind in der kugeligen Colonie radiär angeordnet. Die Eier dieser Individuen nehmen mit ihrer Axe die verschiedensten Lagen zur Richtung der Schwerkraft ein.

Es sei hier im Anschlusse auf die interessanten Ergebnisse der Versuche O. HERTWIG's über den Einfluss der Centrifugalkraft auf die Entwicklung des Froscheis hingewiesen. Es gelang ihm, die specifisch verschieden schweren Bestandtheile des Ei-Inhaltes schärfer als in der Norm von einander zu sondern und auf diese Weise das holoblastische Froschei gewissermaassen in den meroblastischen Typus überzuführen (Fig. 4). Hierbei war an den Zellen des Keimblasenstadiums eine eigenthümliche Anordnung in Reihen und Curven zu beobachten. Solche Eier können sich weiterentwickeln; sie zeigen aber Neigung zu Missbildungen, unter denen vor Allem die Spina bifida häufig zu bemerken ist. Die unter diesen Einflüssen erzeugte Veränderung der Entwicklungsweise kann als eine Mechanomorphose im Sinne von SACHS bezeichnet werden.

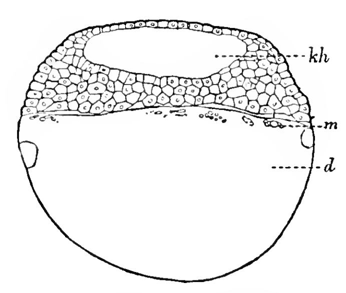


Fig. 4. Furchung des Froscheies unter dem Einflusse der Centrifugalkraft (nach O. HERTWIG). Das Ei ist in eine Keimscheibe und eine ungefurcht gebliebene Hälfte (Dottersyncytium) getheilt.

Im Gegensatze zu dem oben Angeführten zeigen festsitzende Thiere, sowie auch Pflanzen eine deutliche Abhängigkeit der Entwicklung von dem richtenden Einflusse der Schwerkraft (Geotropismus). Nach LOEB ist der Hauptstamm von Antennularia antennina negativ, die Stolonen sind positiv geotropisch. Nach DRIESCH erzeugt eine unbenannte Sertularella-Species von Nisida im Aquarium an Stelle von Polypen Stolonen erster Ordnung, welche in Bezug auf Schwerkraft und Licht sich indifferent verhalten. Die Tochterstolonen entstehen an der nach oben gewendeten Seite der Primärstolonen und sind negativ geotropisch. Da nur die wachsenden Abschnitte der Stolonen auf den Richtungsreiz reagiren und die so eingeschlagene Richtung dauernd fixirt ist, so können die Stöcke durch mehrfaches Umlegen zur Erzeugung von Stolonen mit entsprechend gewundenem Verlaufe veranlasst werden.

In den angeführten Fällen kommt der Schwerkraft auch ein localisirender Werth für die Entstehung von Neugebilden zu. Sie wirkt hier auch als formativer Reiz (Barymorphosen nach SACHS). Nach LOEB entstehen die Stolonen bei jeder beliebigen Lage des Muttersprosses von Antennularia antennina stets an der nach abwärts gekehrten und die Polypen stets an der nach aufwärts gerichteten Seite des Sprosses. Nach DRIESCH entstehen die Stolonen höherer Ordnung der erwähnten Sertularellaspecies stets an der nach oben gewendeten Seite.

Hierher gehören vielleicht auch die Beobachtungen von LOEB an Serpula uncinata und Sertularella, welche wir unten in dem Abschnitte über den Einfluss des Lichtes anführen.

Litteratur.

Born, G. *Ueber den Einfluss der Schwere auf das Froschei. Breslauer ärztl. Zeitschr. Nr. 8. 1884.*

Born, G. *Biologische Untersuchungen. 1. Ueber den Einfluss der Schwere auf das Froschei. Arch. f. Micr. Anat. Bd. 24. 1885.*

Driesch, H. *Kritische Erörterungen II. Zur Heteromorphose der Hydroidpolypen. Biol. Centralbl. 12. Bd. 1892.*

Hertwig, O. *Welchen Einfluss übt die Schwerkraft auf die Theilung der Zellen? Jen. Zeitschr. f. Naturw. 18. Bd. 1884.*

Hertwig, O. *Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 18. Bd. 1884.*

Hertwig, O. *Ueber den Einfluss, welchen die Schwerkraft auf die Theilung der Zellen ausübt. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 19. Bd. 1885.*

Hertwig, O. *Ueber einige am befruchteten Froschei durch Centrifugalkraft hervorgerufene Metamorphosen. Sitz.-Ber. k. preuss. Acad. Wiss. Berlin 1897.*

Loeb, J. *Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Thiere II. Würzburg 1892.*

Newport, G. *Researches on the Impregnation of the Amphibia; and on the Early Stages of Development of the Embryo. (Third Series.) Philos. Transact. 1854.*

Pflüger, E. *Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Theilung der Zellen. Pflüger's Arch. Bd. 31. 1883.*

Pflüger, E. *Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Theilung der Zellen und auf die Entwicklung des Embryo. II. Abh. Pflüger's Arch. Bd. 32. 1883.*

Pflüger, E. *Ueber die Einwirkung der Schwerkraft und andere Bedingungen auf die Richtung der Zelltheilung. III. Abh. Pflüger's Arch. Bd. 34. 1884.*

Rauber, A. *Schwerkraftversuche an Forelleneiern. Sitz.-Ber. Nat. Ges. Leipzig 1884. Februar.*

Rauber, A. *Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Zelltheilung und das Wachsthum. Sitz.-Ber. Nat. Ges. Leipzig 1884.*

Roux, W. *Beitr. zur Entw.-Mech. d. Embryo. Nr. II: Ueber die Entwicklung des Froscheies bei Aufhebung der richtenden Wirkung der Schwere. Bresl. ärztl. Zeitschr. 1884. Gesamm. Abh. II. Bd. Nr. 19.*

Roux, W. *Bemerkungen zu O. Schultze's neuen Rotationsversuchen an Froscheiern. Arch. f. Entw.-Mech. 5. Bd. 1899.*

Roux, W. *Bemerkungen zu O. Schultze's Arbeit über die Notwendigkeit der „freien Entwicklung" des Embryo, sowie der „normalen Gravitationswirkung" zur Entwicklung. Arch. f. Entw.-Mech. 9. Bd. 1900.*

Schultze, O. *Ueber die Bedeutung der Schwerkraft für die organische Gestaltung. Verh. d. phys.-med. Ges. zu Würzburg. Bd. 28. Nr. 2. 1894.*

Schultze, O. *Die künstliche Erzeugung von Doppelbildungen bei Froschlarven mit Hilfe abnormer Gravitationswirkung. Arch. f. Entwicklungsmech. 1. Bd. 1894.*

Schultze, O. *Ueber die unbedingte Abhängigkeit normaler thierischer Gestaltung von der Wirkung der Schwerkraft. Verh. Anat. Ges. 8. Vers. 1894.*

Schultze, O. *Die Nothwendigkeit der richtenden Wirkung der Schwerkraft für die Entwicklung des Froscheies. Sitz.-Ber. med. Ges. Würzburg. 1897.*

Schultze, O. *„Ueber die Nothwendigkeit der „freien Entwicklung" des Embryo sowie der „normalen Gravitationswirkung" zur Entwicklung. Arch. Mikr. Anat. 55. Bd. 1899.*

2. Der Einfluss der äusseren Temperatur.

Es ist seit Langem bekannt, dass für den normalen Ablauf der Entwicklung ein für die einzelnen Formen verschiedener Stand der Temperatur der umgebenden Medien erfordert wird, dass innerhalb

gewisser Grenzen Erniedrigung der Temperatur eine Verlangsamung der Entwicklung, Erhöhung derselben Beschleunigung der Entwicklung zur Folge hat, und dass eine oberste und unterste Grenze gegeben ist, bei welcher die Entwicklung zum Stillstande kommt. Während hohe Temperaturen auf die Structur des Eis eine direct deletäre Wirkung ausüben, kann die durch Erniedrigung der Temperatur sistirte Entwicklung nachträglich wieder aufgenommen werden. Wir erinnern daran, dass die Wintereier der Daphniden, sowie mancher Insecten das Einfrieren vertragen: ja, es scheint bei manchen Keimen (Statoblasten der Bryozoen) das Einfrieren direct zu den Entwicklungsbedingungen zu gehören. Nach den Untersuchungen von COLASANTI liefern Hühnereier, welche durch 40 Minuten einer Temperatur von —10° C. ausgesetzt wurden, wobei ihr Inhalt ganz fest gefroren war, nachträglich vollkommen normale Embryonen. Nach KAESTNER kann man Hühnereier vom ersten Tage der Bebrütung auf sechs Tage in Kälteruhe versetzen, ohne dass das Vermögen zu späterer Weiterentwicklung aufgehoben erscheint. In späteren Stadien wird dagegen nur eine kürzere Dauer der Kälte-Einwirkung vertragen, ohne nachträglich zu Missbildungen Veranlassung zu geben. Auch für das Ei von Rana fusca wurde O. HERTWIG zu dem Resultate geführt, dass es nicht gleichgültig ist, auf welchem Entwicklungsstadium die Versuche ausgeführt werden, und dass tiefere Temperaturen besser ertragen werden, wenn die Uebertragung eine allmähliche war. Die Schädigung, welche sich in abnormem Furchungsablauf, Erzeugung von Missbildung und grosser Sterblichkeit der Eier geltend machte, war um so bedeutender, je unvermittelter die Einwirkung grösserer Temperaturdifferenzen war, und je frühzeitiger nach der Befruchtung die Abkühlung vorgenommen wurde. Dagegen vertrugen Froscheier, die sich zum ersten Mal getheilt hatten, allmähliche Abkühlung und mehrtägige Kälteruhe bei einer dem Gefrierpunkt nahen Temperatur ohne Schädigung der nachträglichen Entwicklung. Schon O. SCHULTZE hatte Gastrulastadien durch 14 Tage auf 0° abgekühlt, ohne irgend einen nachtheiligen Einfluss auf die später wieder in Gang gebrachte Entwicklung beobachten zu können. Durch neuere Untersuchungen wurde O. SCHULTZE zu dem Ergebniss geführt, dass die Eier von Rana fusca auch bei Temperaturen, welche 0° sehr nahe stehen, keinen völligen Stillstand der Entwicklung erleiden, sondern dass die Zelltheilungs- und Umformungsprocesse nur sehr verlangsamt weitergeführt werden. Danach müsste man mit der Möglichkeit rechnen, dass völliger Stillstand der Entwicklung mit nachträglicher normaler Weiterentwicklung überhaupt nicht existirt.

Als kritische Punkte oder physiologische Cardinalpunkte der Temperatur werden unterschieden: das Minimum, Optimum und Maximum. Das Minimum der Temperatur, bei welchem Entwicklung noch möglich ist, liegt bei vielen Formen in der Nähe des 0-Punktes, einer Temperatur, bei welcher ja die Lebenserscheinungen vieler Formen im Allgemeinen zum Stillstande kommen: doch kann das Minimum in einzelnen Fällen beträchtlich höher liegen, wie dies beispielsweise beim Hühnerei der Fall ist, dessen Entwicklung schon bei +25° zum Stillstande kommt. Das Optimum hat eine für die verschiedenen Species verschiedene Höhe. Es hängt dieselbe im Allgemeinen mit den normalen Lebens- und Entwicklungs-

bedingungen der verschiedenen Formen zusammen. Das Maximum ist dem Optimum meist mehr genähert als das Minimum. Es bezeichnet den Punkt, bei welchem die Entwicklung, welche durch Temperaturen über dem Optimum verzögert wird, schliesslich völlig zum Stillstand kommt. Im Allgemeinen liegt derselbe nahe der Temperatur, bei welcher Wärmestarre einzutreten pflegt. DAVENPORT, welcher die einschlägigen Verhältnisse im Zusammenhange erörtert, weist darauf hin, dass die drei Cardinalpunkte in Correlation zu einander stehen, derart, dass bei Formen mit höher gelegenem Optimum auch das Minimum und Maximum in die Höhe gerückt erscheint. Der Abstand der drei Punkte von einander ist allerdings für die verschiedenen Organismen ein sehr wechselnder und scheint von den Lebensbedingungen abhängig zu sein. (Vgl. DAVENPORT, Experim. Morphology, II. pag. 450 u. ff.)

Nach RAUBER vermögen Forellen- und Lachseier das Ansteigen der Temperatur des Wassers auf 12—15° C. nicht zu ertragen, sondern sterben ab, während die Eier der im Sommer laichenden Fische höhere Temperaturen ertragen. Was niedere Temperaturen betrifft, so können Forellen- und Lachseier ein Absinken bis in die Nähe des Gefrierpunktes vertragen, ohne dass die Entwicklung unterbrochen wird.

Die Eier des braunen Frosches (R. fusca) entwickeln sich nach RAUBER nicht weiter (?) bei einer Wassertemperatur, welche unter +5° C. sinkt. Andererseits ertragen sie eine Temperatur von +30° C. durch mehrere Tage, wenn der Uebergang zur höheren Temperatur ein allmählicher ist. Durch einige Stunden wurden sogar Temperaturen bis 40° C. ertragen. Längere Dauer derartiger Temperaturen wirkt jedoch auf Embryonen und Larven tödtlich. Es ist hierbei zu berücksichtigen, dass mit höheren Temperaturen auch der Sauerstoffgehalt des Wassers eine beträchtliche Abnahme erfährt. O. HERTWIG bestimmt das Wärmeoptimum für R. fusca mit 22°, das Maximum, bei welchem Entwicklung noch eine Strecke weit in abnormer Weise fortgeführt wird, mit 26½°; das Minimum liegt nahe dem 0-Punkte. Bei Rana esculenta liegen diese Werthe im Zusammenhang mit der in eine spätere Jahreszeit fallenden Laichzeit des Thieres entsprechend höher.

Aehnliche, zum Theil ältere Angaben über den Einfluss abnormer Temperaturen auf die Entwicklung der Eier verschiedener Formen findet man bei PREYER, neuere bei DAVENPORT zusammengestellt. Aus neuerer Zeit liegen eingehendere Untersuchungen von DRIESCH für Echiniden, von O. HERTWIG an Amphibieneiern, von LILLIE und KNOWLTON an Amphibieneiern und Planaria und von PEEBLES an Hydra vor. Die Untersuchungen beziehen sich zum Theil auf Störungen der Befruchtungs- und ersten Entwicklungsprocesse, zum Theil auf Veränderungen in späteren Stadien. Wir betrachten zunächst den Einfluss abnorm hoher Temperaturen auf die Entwicklung der Seeigel, für welche Formen das Optimum nach VERNON zwischen 17° und 22° liegt.

Ueber den Einfluss der Wärme auf den Befruchtungsvorgang der Seeigeleier haben die Brüder HERTWIG Untersuchungen angestellt. Ganz schwache Erwärmung scheint anregend zu wirken. In diesem Falle zeigen sich die Befruchtungshügel vergrössert. Stärkere Erwärmung dagegen wirkt lähmend auf das Eiplasma. Werden Eier,

welche durch 10 Minuten einer Temperatur von 31° C. ausgesetzt wurden, nachträglich besamt, so treten nur schwach entwickelte Befruchtungshügel auf. Die Eier werden meist monosperm, nur selten polysperm befruchtet. Die Copulation der beiden Geschlechtskerne ist verzögert, und inzwischen wandelt sich jeder derselben selbstständig um, indem er sich fädig differenzirt. Die weiteren Vorgänge wurden nicht verfolgt. Es ist zu erwähnen, dass an Eiern, welche die erste Furchungsspindel erkennen liessen, dieselbe häufig eine excentrische Lage aufwies. Bei stärkerer Erwärmung machte sich der lähmende Einfluss noch stärker geltend. Hier tritt Polyspermie in einer um so grösseren Zahl von Fällen auf, je höher die durch 5 Minuten einwirkende Temperatur war, oder je länger die Eier der Einwirkung einer Erwärmung auf 31° C. ausgesetzt wurden. Bei höheren Temperaturen (37°) bildet sich in Folge beginnender Wärmestarre des Protoplasmas die Dotterhaut nur langsam und hebt sich nur wenig von der Eirinde ab. Die Bildung der Befruchtungshügel unterblieb vollständig, die Theilung der Eier wird verlangsamt und kann völlig zum Stillstande kommen, und es scheint, dass das Ei niemals wieder seine volle Theilungsfähigkeit erlangt. In Folge

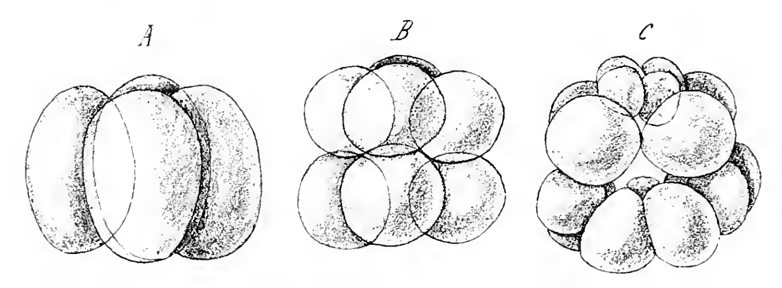


Fig. 5. Normale Furchungsstadien von Echinus (nach Selenka). *A* vierzelliges, *B* achtzelliges, *C* sechzehnzelliges Stadium.

dieser Nachwirkung tritt sodann Knospenfurchung auf. Die Plasmastrahlungen sind unterdrückt oder abgeschwächt. Sie erreichen an derartig behandelten Eiern niemals ihre volle Stärke wieder.

Interessant sind die Befunde an Eiern nach starker Wärmeeinwirkung (31° C. durch 1 1/2 Stunden). Es dringen mehrere Spermatozoen ein, aber es erfolgt keine Reaction von Seiten des Eiplasmas. Es bilden sich keine Strahlungen und keine hellen Höfe um die Spermakerne, welche sich auch nicht durch Imbibition mit Kernsaft vergrössern. Die Spermakerne bleiben in der Eirinde und treten nicht an den Eikern heran. Sie sind noch nach Stunden ganz unverändert.

Hier schliessen sich die Untersuchungen von Driesch über den Einfluss erhöhter Temperatur auf die ersten Entwicklungsvorgänge der Echiniden an. Wenn man Eier von Sphaerechinus granularis und Echinus microtuberculatus 10 Minuten nach der Befruchtung dem Einflusse der Wärme aussetzt (für Sphaerechinus 30°—31° C., für Echinus 26° C.), so zeigt sich der Furchungstypus wesentlich beeinflusst. Schon das Stadium der Zweitheilung ist alterirt. Während bei normaler Zweitheilung zunächst unmittelbar nach der Theilung ein Trennungsstadium mit lockerer Berührung der beiden Blastomere, sodann ein Stadium

inniger Berührung (resting stage. WILSON) und schliesslich der nächsten Theilung vorhergehend neuerdings ein Stadium der Abrundung und Trennung der Zellen zu erkennen ist. sind diese Perioden an dem in höherer Temperatur sich furchenden Echinidenei nicht zu erkennen. Die beiden Furchungszellen sehen wie auseinander gerissen aus (Fig. 6 *A*). Sie berühren sich nicht und wenden sich gegenseitig eine unregelmässig gezackte Grenzfläche zu. Das Vierzellenstadium lässt diese Trennung der Blastomere mit zerrissenen Grenzflächen nicht mehr oder nur undeutlich erkennen. Es kann ganz normal sein. aber vielfach war eine Verschiebung der vier Zellen nach der Richtung der Tetraëderstellung zu bemerken (Fig. 6 *B*).

Das achtzellige Stadium geht aus dem vierzelligen normaler Weise dadurch hervor. dass die Spindeln. welche die Zelltheilung einleiten. sämmtlich der Eiaxe parallel gerichtet erscheinen (Fig. 5 *A* und *B*). Es resultiren hieraus zwei über einander liegende Kreise

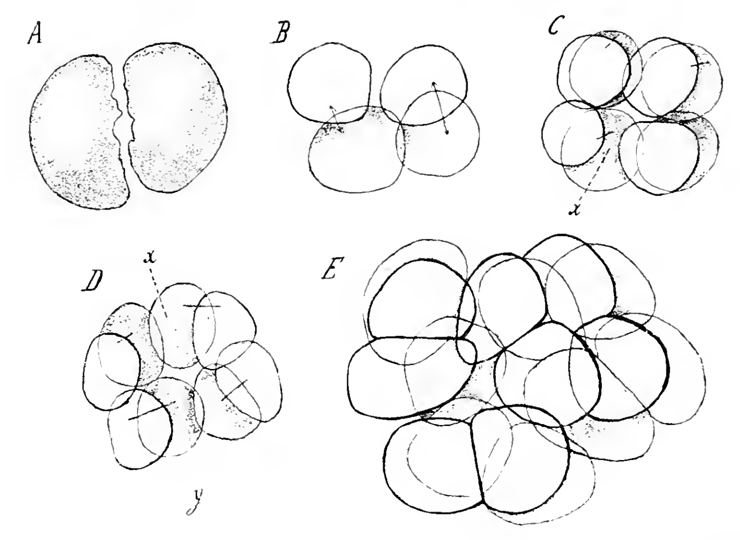


Fig. 6. Abnorme Furchungsstadien von Echinus in Folge von Wärmeeinwirkung (nach DRIESCH).
A zweizelliges, *B* vierzelliges, *C* und *D* achtzelliges, *E* sechzehnzelliges Stadium.

oder Kränze von je vier Zellen, welche sich gegenseitig berühren (Fig. 5 *B*). Unter dem Einflusse der Erwärmung dagegen liegen die Kernspindeln nicht sämmtlich parallel. und es kommt daher zu achtzelligen Stadien. bei denen die vier Zellen des einen Poles sich allerdings in typischer Weise gegenseitig berühren. während der zweite Kreis von Zellen durch Lücken mehr oder weniger unterbrochen oder aufgelöst erscheint (vgl. Fig. 6 *C*, wo an dem oberen Kreise von vier Zellen eine Lücke bei *x*, und Fig. 6 *D*. wo zwei derartige Lücken bei *x* und *y* zu bemerken sind).

Das sechzehnzellige Stadium (Fig. 5 *C*) geht aus dem achtzelligen bei normalem Furchungsablaufe in der Weise hervor, dass die vier Zellen der oberen Hälfte durch eine Aequatorialfurche vier Micromeren zur Abtrennung bringen. während die vier Zellen des unteren Kreises durch Meridionalfurchen in acht gleiche Zellen

zerfallen (vgl. Fig. 5 *C*). Bei den Eiern, die unter dem Einflusse der Wärme sich furchten, unterblieb die Ausbildung der Micromeren ganz oder doch theilweise, indem auch die Zellen der oberen Hälfte sich häufig äqual theilten. Es kam zur Ausbildung von Stadien, welche aus 16 nahezu gleich grossen Zellen bestanden (Fig. 6 *E*).

Durch den Einfluss der Wärme war demnach in jenen Mechanismen, durch welche die innige Aneinanderfügung und die regelmässige Lagerung der Blastomere bewirkt wird, eine Störung entstanden und ferner ebenso in jenen Ursachen, welche durch inäquale Theilung zur Ausbildung von Micromeren führen.

Diese Veränderungen im Furchungstypus erwiesen sich jedoch für die weitere Entwicklung als belanglos. Die Erwärmung wurde im Momente der beginnenden 16-Theilung unterbrochen, und es entwickelten sich aus diesen Furchungsstadien vollkommen normale Pluteuslarven. Mehrfach war allerdings das Eimaterial in seiner feineren Beschaffenheit derart geschädigt, dass die Embryonen frühzeitig abstarben.

Die eigenartige Beschaffenheit der ersten auftretenden Furche hat zur Folge, dass auch noch am 8- bis 16-zelligen Stadium vielfach die Blastomeren in zwei deutlich getrennte Parthien gesondert erscheinen. Diese Trennung kann bei weiter fortgesetzter Erwärmung derart dauernd erhalten bleiben, dass aus den Furchungsstadien Zwillingsbildungen (zwei kleine Blastulae etc.) hervorgehen. Schon Vejdovsky hatte vermuthet, dass die Zwillingsbildungen von Allolobophora trapezoides eine Folge höherer Temperatur des umgebenden Mediums seien.

„Nicht alle Eier . . . liessen der Zerfällung des Furchungsmaterials Zwillinge folgen. Einige gaben Blastulen von wurstartiger Form, theilweise mit einer Einschnürung versehen, den Ursprung. Die Weiterentwicklung zeigte, dass diese Gebilde nicht als verbundene Zwillinge, sondern als verzerrte Einfachbildungen aufzufassen sind, denn sie enthielten (und zwar, wenn eine Einschnürung vorhanden, stets von dieser aus) einen Urdarm, waren als Gastrulae noch sehr verzerrte Gebilde, doch glich sich die Verzerrung immer mehr aus, und einige waren als Plutei nur schwer von normalen zu unterscheiden.“ (Driesch.)

In sehr eigenthümlicher Weise äussert sich der Einfluſs der Erwärmung auf den Process der Gastrulation. Wenn man Blastulae von Sphaerechinus granularis 26 Stunden nach der Befruchtung einer Temperatur von 30° C. aussetzt und durch 18 Stunden darin belässt, so wächst der Urdarm statt nach innen nach aussen (Fig. 7 *A—C*). Es bildet sich eine Larve, welche die Darmanlage in ausgestülptem Zustande erkennen lässt (Exogastrula) und hierdurch an die später zu beschreibenden Lithiumlarven von Herbst erinnert. Sowohl der Darm als auch der übrige Larvenkörper ist weiterer Entwicklung fähig. Der Darm gliedert sich in drei Theile oder Abschnitte (Fig. 7 *B*), welche wohl den drei normalen Parthien des Darms einer Echinidenlarve entsprechen. Sodann jedoch verfällt er einer Schrumpfung, welche den Beginn der Rückbildung andeutet. Larven, an denen der Darm schliesslich vollständig rückgebildet war, und die, wie sich ergab, denselben auch nicht mehr zu regeneriren im Stande waren, werden von Driesch als Anenteria (Fig. 7 *D*, *E*) bezeichnet. Inzwischen bildet sich der übrige Larvenkörper vollständig zur

typischen Pluteusgestalt aus. Nach dem Auftreten der Kalkdreistrahler werden die Arme entwickelt. Ja, es kommt sogar zur Ausbildung der Mundbucht. Wenn die Kalkdreistrahler in Folge der Einwirkung der Wärme rudimentär waren, so unterblieb auch die Ausbildung der Arme.

Es ergibt sich hieraus, dass die genannten ectodermalen Bildungen, sowie die Ausbildung der bilateralen Symmetrie der Larve überhaupt nicht von dem Vorhandensein der Darmanlage beeinflusst oder abhängig sind.

Ueber den verändernden Einfluss abnormer Temperaturen, die nur kurze Zeit während der Befruchtung einwirken, auf die nachträgliche Ausbildung der Larven hat auch VERNON einige Beobachtungen veröffentlicht.

Ueber den Einfluss erhöhter Temperatur auf die Entwicklung des Eis von Rana fusca hat O. HERTWIG Untersuchungen angestellt.

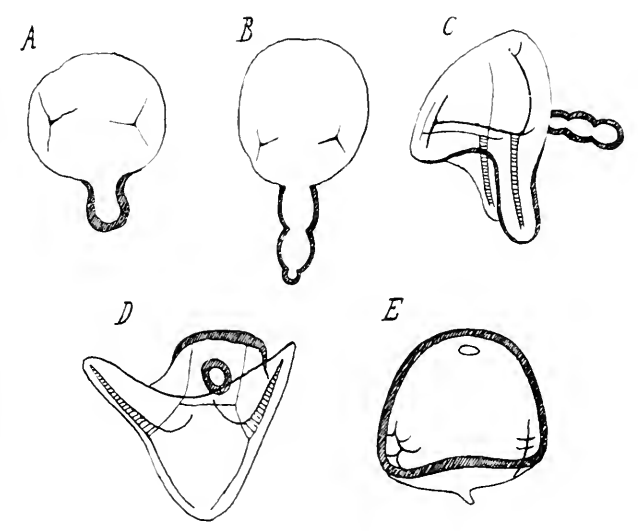


Fig. 7. Abnorme Larvenstadien von *Sphaerechinus granularis*, durch Wärmeeinwirkung hervorgerufen (nach DRIESCH). *A* Exogastrula, *B* dasselbe mit beginnender Gliederung des Darms, *C* Pluteus mit gegliedertem Aussendarm, *D* Anenteria (darmloser Pluteus mit Mundhöhle), *E* prismenförmige Anenteria mit Mundhöhle; Schädigung der Kalkbildung verhindert die Armbildung.

Bei 25° C. entwickeln sich die Eier noch normal, aber der Entwicklungsgang ist in erheblicher Weise beschleunigt. Temperaturen von 25—30° C. wirken bei längerer Dauer schädigend auf das Eimaterial ein. Es tritt zunächst eine Verlangsamung und bei längerer Einwirkung ein Stillstand der Entwicklung ein, der zu einem allmäligen Zerfall der Objecte führt. Es zeigt sich, dass besonders die vegetative Hälfte des Eis von dieser Lähmung ergriffen wird. Hier unterbleibt z. B. die Furchung oder wird, wenn sie schon eingetreten war, wieder rückgängig gemacht. Man erhält Furchungsstadien, welche an die meroblastischen Eier erinnern.

Die Nachwirkung der Erwärmung besteht darin, dass die Eier, wenn sie überhaupt den normalen Entwicklungsgang wieder einschlagen, sich nur langsam weiter entwickeln. In anderen Fällen ist ein Theil des Materials der vegetativen Hälfte derart geschädigt, dass es an der Entwicklung überhaupt nicht mehr participirt. Es entstehen dann Theilbildungen, jenen ähnlich, welche man durch Anstichversuche erhält.

Das verschiedene Verhalten der animalen und vegetativen Hälfte des Embryos erklärt Hertwig aus der verschiedenen Organisation derselben. Die gesetzte Schädigung wird durch die Wechselwirkung von Protoplasma und Kern wieder rückgängig gemacht. Aber diese Einflüsse können auf die vegetative Hälfte nur in beschränkterem Maasse wirksam sein. Die unter abnormer Wärmeeinwirkung erhaltenen Embryonen nähern sich dem Typus mit Spina bifida, sind jedoch durch gewisse Eigenthümlichkeiten ausgezeichnet, unter denen vor Allem die durch das Unterbleiben der Verwachsung der Schwanzknospen zu erklärende Bildung von Doppelschwänzen hervorzuheben ist.

Von nicht geringem Interesse sind auch die Versuche über den Einfluss abnorm niedriger Temperaturen auf den Gang der Entwicklung. Auch hier ist das Echinidenei ein ausserordentlich günstiges Object für derartige Studien.

Wenn man — wie dies O. Hertwig that — Seeigeleier (Strongylocentrotus lividus) durch längere Zeit (10 Minuten — 2 Stunden) einer Temperatur von — 2° bis — 3° C. aussetzt, so werden ihre Lebensfunctionen herabgesetzt, und es tritt Kältestarre ein. Nach länger dauernder Kälteeinwirkung unterbleibt die Abscheidung der Dotterhaut vollständig. Bei schwächerer Einwirkung hebt sich dieselbe ungenügend ab. Die Empfängnisshügel werden bei einer halbstündigen Kälteeinwirkung als abnorm grosse vorragende Hügel gebildet und bleiben länger als normal erhalten. Bei stärkerer (länger dauernder) Einwirkung werden überhaupt keine Empfängnisshügel mehr gebildet. Schon nach der ersten halben Stunde der Kälteeinwirkung werden die meisten Eier polysperm befruchtet; bei noch länger dauernder Kälteeinwirkung bleiben die Eier unbefruchtet, da sich die Samenfäden wahrscheinlich schwerer in den Dotter, der nicht mehr reagirt, einzubohren vermögen. Werden solche Eier sodann nur wenig erwärmt, so tritt sehr rasch hochgradige Polyspermie ein und sodann die Abhebung der nachträglich gebildeten Dotterhaut. Die Plasmastrahlungen werden unter Kälteeinfluss frühzeitig rückgebildet, treten aber nach Erwärmung rasch wieder auf.

Bei Eiern, welche erst nach erfolgter Befruchtung der Einwirkung der Kälte ausgesetzt werden, zeigt sich nach 10 Minuten ein auffallend grosser Empfängnisshügel. Nach 40 Minuten, also gegenüber der Norm erheblich verspätet, findet die Vereinigung der beiden Geschlechtskerne statt. Die Strahlung ist wenig deutlich. Später schickt sich der Furchungskern zur Theilung an. Die inneren Befruchtungsvorgänge verlaufen also normal, aber sehr verlangsamt.

Werden Eier, in denen der erste Furchungskern in das Stadium der Spindelbildung eingetreten ist, der Kälteeinwirkung ausgesetzt, so kommt die Kerntheilung zu völligem Stillstand, wobei die achromatische Figur, also die Spindel und die Polstrahlungen rückgebildet werden, so dass sie vollständig verschwinden, während der chromatische Teil der Kerntheilungsfigur (die Kernschleifen) unverändert erscheint. Werden derartige Eier nachträglich wieder erwärmt, so treten die Spindelfasern und die Strahlungen aufs Neue zu Tage, und die Theilung wird in normaler Weise zu Ende geführt. Bei länger dauernder Kälteeinwirkung wird auch der chromatische Theil der Figur afficirt, indem die Kernschleifen sich zu einem Reticulum vereinigen oder der Kern direct zur Bläschenform zurückkehrt. Werden

derartige Stadien nachträglich erwärmt, so muss die Kerntheilungsfigur ganz von Neuem aufgebaut werden. Es entstehen die Polstrahlungen, und es kommt zur Ausbildung von Theilungsfiguren, die in vielen Fällen abnormen Character besitzen.

Neuerdings theilt MORGAN mit, dass es ihm gelungen ist, unbefruchtete Seeigeleier (Arbacia) durch Abkühlen des Seewassers bis zum Gefrieren zu Furchungstheilungen anzuregen. Da durch die Ausbildung von Eiskrystallen die Concentration der übrig bleibenden Lösung erhöht wird, so könnte man diess Resultat den unten zu erwähnenden, die Entwicklung anregenden Einwirkungen von Salzlösungen zuzählen. MORGAN neigt dagegen zur Ansicht, dass die Kälte als solche hier von Einfluss sei. Merkwürdig ist, dass in den Eiern, nachdem sie langsam auf höhere Temperatur gebracht wurden (ähnlich wie bei der Strychnin-Einwirkung), eine einzige, vom Kern als Centrum ausgehende Strahlung zu beobachten ist. Trotzdem also hier nur ein Strahlungssystem zur Erscheinung kommt, kann das Ei sich doch noch nachträglich furchen.

Im Anschlusse hieran sei erwähnt, dass die merkwürdige, zur Bildung von Rieseneiern führende Verschmelzung von Eiern von Ascaris megalocephala nach SALA durch halbstündige Einwirkung von Temperaturen von — 3° bis — 4° C. künstlich hervorgerufen werden kann.

Ueber den Einfluss abnorm niedriger Temperaturen auf das Ei von Rana fusca haben wir bereits oben einige Mittheilungen gemacht. Wenn man dieselben nach der Befruchtung durch 24 Stunden einer Temperatur von 0° aussetzt, so wurde nach O. HERTWIG der Entwicklungsprocess anscheinend zum Stillstand gebracht. Dagegen behauptet O. SCHULTZE neuerdings, dass auch bei dieser niederen Temperatur die Entwicklung nicht völlig unterbrochen sei. So behandelte Eier zeigten — wenn nachher bei Zimmertemperatur die Entwicklung wieder aufgenommen war — eine Art Nachwirkung derart, dass die Entwicklung verlangsamt war und bei einem Theil der Eier eine Parthie der vegetativen Eihälfte an der Entwicklung nicht Theil nahm, sondern als unbrauchbar aus dem Entwicklungsprocess ausgeschaltet wurde (O. HERTWIG). Wenn Froscheier gleich nach der Befruchtung und unvermittelt abnorm niedrigen Temperaturen (+ 2.5°) ausgesetzt werden und in derselben verbleiben, so zeigt die Entwicklung vielfache Abnormitäten. Es wird keine Furchungshöhle gebildet, und die Eier kommen über das Morulastadium nicht hinaus, ohne sich zu zersetzen. Erst bei + 6° gelang es, normale Larven aufzuziehen. Selbstverständlich ist auch bei jenen Eiern, bei denen in Folge allmäliger Gewöhnung an niedere Temperaturen und der Uebertragung in späteren Entwicklungsstadien, welche resistenter sind, die Entwicklung im Allgemeinen normal verläuft, der Ablauf derselben ein ausserordentlich verlangsamter.

Für das Hühnerei ist nach PREYER (womit DARESTE, RAUBER u. A. übereinstimmen) die für die Entwicklung günstigste Temperatur 39° C. Zum Schlusse könne man dieselbe auch auf 38° erniedrigen, während zu Anfang auch Temperaturen von 40° vertragen werden. Temperaturen von 42° können nur durch kürzere Zeit vertragen werden, während bei einem Absinken der Temperatur auf 25° die Entwicklung völlig zum Stillstande kommt.

Abweichungen von der normalen Bruttemperatur, welche innerhalb der genannten Grenzen liegen, führen sehr häufig zur Ausbildung von Missbildungen der verschiedensten Art, die sich auf locale Hemmungen zurückführen lassen. Erhöhung oder Erniedrigung der Bruttemperatur ist eines jener Mittel, welche Dareste zur Erzeugung von Missbildungen angewendet hat, ohne jedoch im Voraus bestimmen zu können, welche Art von Missbildung hierdurch erzeugt wird.]

So betrachtet unter Anderem auch Kollmann höhere Bruttemperaturen als ein Mittel, um bei Hühnerembryonen Spina bifida künstlich zu erzeugen. Es sei ferner erwähnt, dass durch Erhöhung der Brutwärme, welche mit erheblicher Beschleunigung der Entwicklung verbunden war, in einigen Fällen Zwergbildung erzielt wurde, was Dareste in der Weise erklärt, dass das Wachstum des Embryos keine dem Grade der Differenzirung entsprechende Beschleunigung erfahren hat.

Von Interesse sind auch die Versuche von Dareste über die Entwicklung von Hühnereiern bei Erwärmung von einer Seite, also von einem bestimmten Punkte der Eioberfläche. In diesem Falle war die der Wärmequelle genäherte Hälfte des Blastoderms in der Entwicklung beschleunigt. Es entstand auf diese Weise ein ellipsoidischer Umriss des Blastoderms. Dareste vermuthet, dass es bei entsprechender Versuchsanordnung möglich sei, auf diese Weise Situs inversus viscerum künstlich zu produciren.

Ueber den Einfluss geänderter Temperatur auf die Regenerationsprocesse liegen nur wenige Beobachtungen vor. Lillie und Knowlton fanden, dass Abkühlung die Regeneration von Planaria torva verlangsamt, und dass Erwärmung bis zu 31,5 ° C. dieselbe beschleunigt. Ebenso fand Peebles die Regeneration von Hydra bei erhöhter Temperatur bis zu 32 ° C. merklich beschleunigt, bei erniedrigter (auf 12 ° C.) wesentlich verlangsamt.

Wenn wir zum Schlusse im Allgemeinen den Einfluss veränderter Temperaturen auf die Entwicklung betrachten, so haben wir zunächst ins Auge zu fassen den Einfluss innerhalb jener Grenzen, in denen der Entwicklungsablauf ein normaler bleibt. In diesem Bereiche wirken niedrige Temperaturen verzögernd, höhere beschleunigend. Wenn man mit O. Hertwig die Entwicklungsarbeit zerlegt in a) chemische Processe und b) Arbeit, die zur Vollziehung morphologischer Sonderungsprocesse etc. geleistet wird (die dynamischen Vorgänge beim Processe der Kern- und Zelltheilung, bei Formveränderungen der Zelle etc.), so würde es unsere Aufgabe sein, den Einfluss der Temperatur auf diese gesondert zu betrachten. Von den chemischen Processen der Entwicklung tritt die ungeheuere Vermehrung der Nucleïnsubstanz in den ersten Stadien vor Allem hervor. Wir wissen nun, dass chemische Reactionen in einem durchaus gesetzmässigen Abhängigkeitsverhältnisse von der Temperatur stehen. In wie weit die zweite von O. Hertwig unterschiedene Componente der Entwicklungsarbeit, die im Wesentlichen auf Protoplasmabewegungen beruht, in letzter Linie auch auf chemische Vorgänge zurückzuführen sein möchte, soll hier nur angedeutet, aber nicht näher untersucht werden.

Steigerungen der Temperaturen über das Optimum hinaus führen einen lähmungsartigen Zustand herbei, der sich in einer Verlang-

samung der Entwicklung und mannigfachen Hemmungsbildungen kundgibt. Dieser lähmungsartige Zustand geht bei weiterer Erhöhung rasch in Wärmestarre über, welche — der Todtenstarre ähnlich — auf das bei diesen Temperaturen eintretende Coaguliren von Eiweisssubstanzen zurückzuführen ist. Wie die dauernde Schädigung, welche Eier durch niedere, aber noch über dem Gefrierpunkt liegende Temperaturen erleiden, zu erklären ist, darüber sind wir nicht in der Lage etwas auszusagen. Man vergleiche bezüglich dieser Fragen die Capitel in Davenport's Exper. Morphology.

Litteratur.

Chiarugi, G., ed. A. Bianchi. *Influenza della temperatura sullo sviluppo delle uova di Salamandrina perspicillata. Nota prelim. Monit. Zool. Ital. VII. Ann. 1897.*

Colasanti, G. *Ueber den Einfluss der Kälte auf die Entwicklungsfähigkeit des Hühnereies. Arch. f. Anat. u. Phys. 1875.*

Driesch, H. *Entwicklungsmech. Studien. IV. Experimentelle Veränderungen des Typus der Furchung und ihre Folgen (Wirkungen von Wärmezufuhr und Druck). Zeitschr. f. wiss. Zool. 55. Bd. 1893.*

Driesch, H. *Entwicklungsmech. Studien. VII. Exogastrula und Anenteria (über die Wirkung der Wärmezufuhr auf die Larvenentwicklung der Echiniden). Mitth. Zool. St. Neapel. 11. Bd. 1893.*

Féré, Ch. *Note sur l'influence de la température sur l'incubation de l'œuf de Poule. Journ. Anat. Phys. Paris. 30. Année. 1894.*

Hertwig, O. *Experimentelle Studien am thierischen Ei vor, während und nach der Befruchtung. Jena 1890.*

Hertwig, O. *Ueber den Einfluss äusserer Bedingungen auf die Entwicklung des Frosches. Sitz.-Ber. Acad. Wiss. Berlin. 1894.*

Hertwig, O. *Ueber den Einfluss der Temperatur auf die Entwicklung der Froscheier. Sitz.-Ber. Acad. Wiss. Berlin. 1896.*

Hertwig, O. *Ueber den Einfluss der Temperatur auf die Entwicklung von Rana fusca und R. esculenta. Arch. Micr. Anat. 51. Bd. 1898.*

Hertwig, O. und R. *Ueber den Befruchtungs- und Theilungsvorgang des thierischen Eies unter dem Einflusse äusserer Agentien. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 20. Bd. 1887.*

Kaestner, S. *Ueber künstliche Kälteruhe von Hühnereiern im Verlauf der Bebrütung. Arch. f. Anat. und Phys. Anat. Abth. 1895. Vergl. auch Verhandl. Anat. Ges. X. Anat. Anz. Erg.-Heft XII. 1896.*

Kollmann. *Ueber Spina bifida und Canalis neurentericus. Verh. d. anat. Gesellsch. Göttingen. 1893.*

Lillie, F. R., and Knowlton, F. P. *On the Effect of Temperature on the Development of Animals. Zool. Bull. 1. Bd. 1897.*

Peebles, Fl. *The Effect of Temperature on the Regeneration of Hydra. Zool. Bull. 2. Bd. 1898.*

Peebles, Fl. *Experiments on Regeneration and on Grafting of Hydrozoa. Arch. Entw.-Mech. 10. Bd. 1900.*

Rauber, A. *Ueber den Einfluss der Temperatur, des atmosphärischen Druckes und verschiedener Stoffe auf die Entwicklung des thierischen Eies. Sitz.-Ber. Naturf. Ges. Leipzig. 1883.*

Rauber, A. *Oceanversuche an Embryonen und Erwachsenen. Sitz.-Ber. Naturf. Ges. Leipzig. 1883.*

Sala, L. *Experimentelle Untersuchungen an Ascaris megalocephala. Arch. f. Micr. Anat. 44. Bd. 1896. Vorl. Mitth. Sitz.-Ber. K. preuss. Acad. d. Wiss. Berlin. 36. Bd. 1893.*

Schultze, O. *Ueber die Einwirkung niederer Temperatur auf die Entwicklung des Frosches. Anat. Anz. 10. Bd. 1894.*

Schultze, O. *Ueber die Einwirkung niederer Temperatur auf die Entwicklung des Frosches. 2. Mitth. Anat. Anz. 16. Bd. Nr. 5/6. 1899.*

3. Der Einfluss des Lichtes.

Der Behauptung Edwards', dass Froscheier in einem dunklen Kasten sich nicht entwickeln und bald absterben, und dass die Entwicklung der ausgeschlüpften Larven im Dunkeln verzögert ist, wurde von Dutrochet widersprochen, welcher fand, dass die Entwicklung der Batrachiereier im Dunkeln ebenso gut vor sich geht wie im Lichte, wenn für die genügende Zufuhr von Sauerstoff gesorgt ist. Es folgen sodann die Versuche von Béclard an Fliegeneiern und -Maden und die des Generals Pleasanton an jungen Schweinchen unter der Einwirkung verschiedenfarbigen Lichtes, welche besonders einen die Entwicklung fördernden Einfluss des blauen Lichtes festzustellen schienen. In ähnlicher Weise fand Yung, dass Dunkelheit das Wachsthum etwas verzögert, dass violettes Licht die Entwicklung von Froscheiern, von Eiern von Salmo trutta, Lymnaeus stagnalis, Loligo vulgaris und Sepia officinalis befördert, während rothes und vor Allem grünes Licht auf die Entwicklung einen hemmenden Einfluss ausübt. Zu erwähnen sind ferner die Beobachtungen von Schenk an Batrachiereiern, welcher angibt, dass Entziehung des Lichtes bei vielen Thieren, deren Eier im Wasser sich entwickeln, die Entwicklungsprocesse verzögert. Bei Batrachiereiern, die unter verschiedenfarbigem Lichte gezogen wurden, war kein merklicher Einfluss der verschiedenen Lichtsorten auf die Entwicklung zu bemerken; dagegen war die Flimmer- und Muskelbewegung der jungen Larven im rothen Lichte lebhafter als im blauen. Wenn Sonnenlicht von unten auf Amphibieneier einwirkt, so bleibt das Feld des Ecker'schen Pfropfes meist grösser, was auf ein Zurückbleiben der oberen Schattenhälfte der Eier in der Entwicklung zurückgeführt wurde.

Aus Versuchen, welche Driesch an Eiern von Echinus microtuberculatus, Rana esculenta und Planorbis mit monochromatischem Lichte ausführte, zeigte sich, dass die erste organbildende Periode der Entwicklung vom Lichte unabhängig ist. „Weder auf die Furchung noch auf die Processe der Organanlage hat das Licht einen wahrnehmbaren Einfluss. Diese Vorgänge gehen in der Dunkelheit, im weissen, grünen, violetten etc. Licht unter sonst gleichen Verhältnissen mit gleicher Geschwindigkeit vor sich.“ Driesch meint, die Versuche von Yung hätten sich wohl auf die späteren Perioden der Entwicklung, auf die Perioden der functionellen Entwicklung bezogen. Es stimmt mit dieser Ansicht, dass Vernon bei Echinodermenlarven verschiedene Lichtsorten von differenten Einfluss auf die Entwicklung fand.

Ferner muss hier auf die Beobachtung von Roux verwiesen werden, dahingehend, dass dem einfallenden Lichtstrahle kein richtender oder sonstwie gestaltender Einfluss auf die Entwicklung der Froscheier zuzuschreiben ist, was sich ja schon aus seinen oben erwähnten Rotationsversuchen ergibt. Man kann an Froscheiern, die sich unter Verhältnissen entwickeln, unter denen ihnen das Licht stets in einer bestimmten Richtung (z. B. vom Fenster aus) zukommt, beobachten, dass die ersten Furchen und später die Rückenfurchen beliebig durch einander stehen.

Ein grösserer Einfluss scheint — wie gesagt — dem Lichte auf Bildungsprocesse in der Periode der functionellen Entwicklung zu-

zukommen. So hat LOEB neuerdings nachgewiesen, dass die Regeneration der Köpfchen von Eudendrium in der Dunkelheit unterdrückt ist[1], und dass rothes Licht hier wie Dunkelheit wirkt, während blaues Licht die Bildung der Köpfchen befördert. Dagegen entwickelten sich die Planulalarven dieser Form im Dunkeln normal weiter. Planulalarven, welche sich im Lichte entwickelt hatten, waren im Stande, im Dunkeln nach erfolgter Festsetzung einen Polypen zur Entwicklung zu bringen. F. PEEBLES war nicht in der Lage, sich von irgend einem Einfluss differenter Lichtsorten auf die Regenerationsprocesse bei Hydra und verschiedenen Hydroiden zu überzeugen.

Dagegen weiss man schon seit Langem, dass die Ausbildung des Pigmentes der Thiere in einem gewissen Abhängigkeitsverhältnisse vom Lichte steht. So beobachtete LOEB an Fundulus-Embryonen, dass die Bildung der Chromatophoren des Dottersackes im Dunkeln erheblich geringer ist als im Lichte. Hier wären auch die Untersuchungen von FLEMMING, FISCHEL über die Entstehung des Pigmentes bei den Larven von Salamandra und der interessanten Verhältnisse der Abhängigkeit, in welchem die Pigmentirung gewisser Schmetterlingspuppen vom Lichte steht (Eupithecia oblongata, Pieris- und Vanessa-Arten), zu erwähnen. Dagegen soll nach FAUSSEK bei Mytilus und Ostrea die Pigmentirung nicht von der Belichtung, sondern von der Zufuhr sauerstoffhaltigen Wassers abhängig sein, eine Behauptung, welche neuerdings von LIST zurückgewiesen wurde.

Zusammenfassend können wir sagen, dass in der ersten (organbildenden) Periode der Entwicklung ein bestimmter allgemein fördernder Einfluss der Belichtung auf die Entwicklung oder Verschiedenheit der Wirksamkeit bestimmter Lichtsorten ebenso wenig zu bemerken ist wie etwa ein richtender Einfluss der Lichtstrahlen auf bestimmte Bildungsprocesse. Dagegen wurden derartige Einwirkungen in der späteren (Wachsthums-)Periode verschiedentlich beobachtet, und zwar soll nach YUNG violettes Licht die Entwicklung fördern, während rothes Licht dieselbe verlangsamt. Besondere Bedeutung kommt der Angabe des genannten Forschers bezüglich der hemmenden Wirkung des grünen Lichtes zu, auf welche schon BÉCLARD aufmerksam gemacht hatte. Dass weisses Licht nach diesen Autoren an fördernder Wirkung dem violetten nachsteht, scheint nach den Versuchen von SCHNETZLER der Beimischung von grünen Strahlen zugeschrieben werden zu müssen. Im Uebrigen sind die Angaben der verschiedenen Autoren bezüglich der Wirksamkeit differenter Lichtsorten noch nicht in völliger Uebereinstimmung, und ist diessbezüglich, sowie hinsichtlich der verschiedenen Reaction von Formen, die sich in Luft und in Wasser entwickeln, auf die Ausführungen von DAVENPORT (Experimental Morphology) zu verweisen.

Da aus den angeführten Versuchen in der Periode regeren Wachsthums und der functionellen Entwicklung ein dieselbe fördernder Einfluss der chemisch wirksamen Strahlen erkenntlich ist, so werden

[1] Neuere Untersuchungen von PEEBLES haben diess Resultat für Eudendrium bestätigt. Indess wird die Neubildung der Hydranthen von Tubularia und Bougainvillia durch Dunkelheit nicht beeinflusst. Dagegen geht die Bildung zweiter Köpfchen nach Abwerfen der zuerst gebildeten bei Tubularia in der Dunkelheit langsamer vor sich als im Lichte. Auf die Regeneration von Hydra viridis und grisea sind die Verhältnisse der Belichtung nach PEEBLES ohne Einfluss.

wir auf die Bedeutung des Lichtes für die Stoffwechselvorgänge verwiesen. Es sei nach dieser Richtung erwähnt, dass nach QUINCKE durch das Licht vor Allem die Oxydationsprocesse in den thierischen Zellen gesteigert werden.

Wir haben zum Schlusse auf jene an festsitzenden Thieren beobachteten Fälle hinzuweisen, bei denen das Licht als formativer oder Richtungsreiz in Frage kommt. Nach DRIESCH verhalten sich Stolonen erster Ordnung von Sertularella polyzonias, welche im Aquarium an Stelle von Polypen erzeugt werden, negativ heliotropisch, d. h. sie wenden sich von der Lichtquelle ab. Die von diesen erzeugten Stolonen zweiter Ordnung erwiesen sich als positiv heliotropisch; sie wuchsen dem Lichte entgegen. Wenn sie sich aber zur Erzeugung von Stolonen dritter Ordnung angeschickt hatten, so wurde ihr positiver Heliotropismus in einen negativen umgewandelt. Da diese Stolonen zweiter und höherer Ordnung auch stets an der Lichtseite des Mutterstolos erzeugt werden, so liegt hier — wie HERBST hervorhebt — eine Photomorphose im Sinne von SACHS vor.

Die Beobachtungen von LOEB, wonach die Röhren von Serpula uncinata, wenn man sie horizontal legt, nach aufwärts wachsen und Stöckchen von Sertularella, welche abgeschnitten und verkehrt in den Sand gesteckt worden waren, den aus der Schnittfläche hervorwachsenden Spross dem schräg auffallenden Lichte zuwendeten, sind, wie LOEB und HERBST hervorheben, nicht ganz einwandsfrei, weil bei diesen Versuchen der richtende Einfluss der Schwerkraft nicht ausgeschlossen wurde.

Litteratur.

Béclard, J. *Influence de la lumière sur les animaux. Compt. Rend. Ac. Sc. Paris. 46. Bd. 1858.*

Blanc, L. *Note sur l'influence de la lumière sur l'orientation de l'embryon de l'œuf de poule C. R. Soc. Biologique Paris (9) Tom. 4. 1892.*

Blanc, L. *Note sur les effets tératogéniques de la lumière blanche sur l'œuf de poule. Ibid.*

Camerano, L. *Dell' azione dell' acqua corrente e della luce sullo sviluppo degli Anfibi anuri. Boll. Mus. Zool. e Anat. Comp. Torino. 1893.*

Chiarugi, G., e F. Livini. *Dell' influenza della luce sullo sviluppo delle uova degli Anfibi. Monit. Zool. 8. Ann. 1897.*

Driesch, H. *Entwicklungsmech. Studien. II. Ueber die Bez. des Lichts zur ersten Etappe thierischer Formbildung. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 53. Bd. 1892.*

Driesch, H. *Heliotropismus bei Hydroidpolypen. Zool. Jahrb. Syst. Abth. 5. Bd. 1890.*

Féré, Ch. *Note sur l'influence de la lumière blanche et de la lumière colorée sur l'incubation des œufs de poule. C. R. Soc. Biol. Paris (9) Tom. 5. 1893.*

Herbst, C. *Bedeutung der Reizphysiologie für die causale Auffassung von Vorgängen in der thierischen Ontogenese. I. Biol. Centralbl. 14. Bd. 1899.*

List, Th. *Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Ablagerung von Pigment. Arch. f. Entw.-Mech. 8. Bd. 1898.*

Loeb, Jacq. *Weitere Untersuchungen über den Heliotropismus der Thiere. Pflüger's Arch. 47. Bd. 1890.*

Loeb, Jacq. *Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Organbildung bei Thieren. Pflüger's Arch. 63. Bd. 1896.*

Loeb, Jacq. *A contribution to the physiology of Coloration in animals. Journ. of Morphology. VIII. Bd. 1893.*

Loeb, Jacq. *Zur Theorie der physiologischen Licht- und Schwerkraftwirkungen. Pflüger's Arch. 66. Bd. 1897.*

Morgan, T. H. *Further Studies on the Action of Salt-Solutions and of other Agents on the Eggs of Arbacia. Arch. Entw.-Mech. 10. Bd. 1900.*

Peebles, Fl. *The Effect of Temperature on the Regeneration of Hydra. Zool. Bull. 2. Bd. 1898.*

Peebles, Fl. *Experiments in Regeneration and in Grafting of Hydrozoa. Arch. Entw.-Mech. 10. Bd. 1900.*

Quincke, H. *Ueber den Einfluss des Lichtes auf den Thierkörper. Arch. f. d. ges. Physiol. 57. Bd. 1894.*

Schenk, S. L. *Zur Lehre vom Einfluss der Farbe auf das Entwicklungsleben der Thiere. Mitth. Embryol. Inst. Wien. 4. Heft. 1880.*

Vernon, H. M. *The Effect of Environment on the Development of Echinoderm Larvæ. Phil. Trans. Roy. Soc. London. 186. Bd. 1895.*

Yung, E. *Propos scientifiques. Paris 1890.*

Yung, E. *Contributions à l'histoire de l'influence des milieux physiques sur les êtres vivants. Arch. Zool. Expér. 7. Bd. 1878.*

Yung, E. *De l'influence des lumières colorées sur le développement des animaux. Mitth. Zool. Stat. Neapel. 2. Bd. 1880.*

Yung, E. *Influence des lumières colorées. C. R. Acad. Sc. Paris T. 115. 1892.*

Yung, E. *Der Einfluss des farbigen Lichtes auf die Entwicklung der Thiere. Kosmos. X. Bd. 1881.*

4. Der Einfluss geänderter Bedingungen des Gasaustausches.

Hier handelt es sich um die Entwicklung in einer sauerstoffreichen Atmosphäre, eventuell in reinem Sauerstoff, und andererseits um den Einfluss des Sauerstoffmangels. Letzterer wurde erzielt durch Uebertirnissen der Eischalen, Einlegen der Eier in Oel etc. oder durch Einbringen derselben in irrespirable Gasarten. Letztere wirken zunächst als Sauerstoffverdränger. Es scheint aber, dass ihnen zum Theil auch eine direct toxische oder deletäre Wirkung zukommt. Schliesslich reihen sich hier auch an die Versuche über Entwicklung in verdünnter oder comprimirter Luft, da es sich bei diesen Versuchen — wie SAMASSA bemerkt — wahrscheinlich um die Wirkung des veränderten Sauerstoff-Partiärdruckes handelt.

Wir haben demnach zunächst über Versuche von Züchtung in reinem Sauerstoff zu berichten.

Froschlarven, welche bereits mit äusseren Kiemen versehen waren, und von RAUBER in etwas Wasser durch acht Tage der Einwirkung reinen Sauerstoffgases ausgesetzt wurden, entwickelten sich ungestört weiter. Aber die Kiemenregion nahm eine abnorme Ausbildung an. Der Hyoidbogen war jederseits blasenförmig verdickt, die inneren Kiemen waren nur schwach entwickelt und beide Kiemenkammern vollständig verschlossen. Die Opercularfalte hatte sich derart entwickelt, dass das linksseitige Spritzloch (Spiraculum) nicht zur Ausbildung gekommen war. In Folge dessen gingen die Larven nach Beendigung des Versuches in gewöhnlichem Wasser bald zu Grunde.

Eier, welche im Gastrulastadium der Einwirkung reinen Sauerstoffes ausgesetzt wurden, entwickelten Larven, an denen der Hyoidbogen normal war, aber die Opercularfalte nur zu rudimentärer Ausbildung gelangt war. Auch die Kiemen blieben auf einer niedrigen Stufe der Ausbildung. P. BERT fand, dass Froscheier, welche in

einer Atmosphäre von 95% Sauerstoffgehalt gezüchtet wurden, nach 10 Tagen zum Ausschlüpfen entwickelt, aber abgestorben waren.

Dagegen beziehen sich die Versuche von SAMASSA auf die Anfangsstadien der Entwicklung während der ersten 4 Tage. Sie führten zu dem Resultate, dass die Eier von Rana temporaria sich in dieser Periode in reinem Sauerstoff genau ebenso rasch normal entwickeln wie die Controleier, die im Wasser an der Luft gehalten wurden. Es scheint sich hieraus zu ergeben, dass die Menge des vorhandenen Sauerstoffs auf die Geschwindigkeit des Ablaufs der Entwicklungsphänomene ohne Einfluss ist, wenn sie eine gewisse untere Grenze übersteigt. Bezüglich der letzteren gibt SAMASSA an, dass er noch bei einem Quecksilberdruck von 60 mm eine dreitägige nahezu normale Entwicklung beobachtet habe.

Mit diesen Versuchen stehen die Resultate von RAUBER über Entwicklung mit comprimirter Luft in einem gewissen Widerspruche. RAUBER fand an Eiern von Rana fusca, welche im Gastrulastadium einem Ueberdruck von 2 Atmosphären (also einem Druck von 3 Atmosphären, O-Pression von 3/5 Atmosphären) bei 10° C. durch 3 Tage ausgesetzt waren, die Weiterentwicklung während der ganzen Versuchszeit unterbrochen. Die Mehrzahl der Eier war entwicklungsfähig geblieben, während ein Drittel abgestorben war. Froschlarven, welche die Eihüllen verlassen hatten, und ältere mit inneren Kiemen und einer Länge von 15 mm wurden 24 Stunden dem Druck von 3 Atmosphären ausgesetzt. Sie waren zum grössten Theil noch am Leben, als sie unter normale Verhältnisse zurückgebracht wurden, starben aber dann bald ab. Dagegen ertrug ein zweijähriger Frosch denselben Druck durch 24 Stunden ohne anscheinende Schädigung.

Bei geringerem Ueberdruck (von 1 Atmosphäre also einem constanten Druck von 2 Atmospären) wurde die Entwicklung verzögert und die Gestaltbildung beeinflusst. Embryonen des braunen Frosches auf der Stufe des soeben geschlossenen Medullarrohres, welche einem solchen Drucke durch 6 Tage ausgesetzt wurden, entwickelten sich zu Larven von geringerer Länge und grösserer dorsoventraler Ausdehnung, als gleichaltrige normale Larven zeigen. Der Uebergang des Rumpfes in den Ruderschwanz erfolgt in einer dorsalwärts stark ansteigenden Linie. Die Bildung der äusseren Kiemen ist zurückgeblieben. Die Larven liegen unbeweglich auf dem Boden des Gefässes.

Derartige Larven, welche nach Beendigung des Versuches unter normale Verhältnisse gebracht wurden, lebten noch 8 Tage. Sie behielten ihre Unbeweglichkeit bei und zeigten beginnende hydropische Schwellung der ventralen Körpertheile.

Da bei den Versuchen von SAMASSA über Züchtung in reinem Sauerstoff die O-Pression beträchtlich höher war als bei den Experimenten RAUBER's, so kann die bei den letzteren beobachtete Schädigung nicht auf den grösseren Sauerstoffreichthum der Atmosphäre bezogen werden. Jn der That hat SAMASSA Froscheier im zweizelligen Stadium in reinem Sauerstoff unter einem Druck von 2 1/2 Atmosphären beobachtet. Er fand, dass von den Eiern, welche sich in einem kugeligen Gefässe in mehreren Schichten über einander befanden, die der untersten Schicht nach 4 Tagen normal entwickelt waren und sich auch später normal weiter entwickelten, nachdem sie unter gewöhn-

liche Bedingungen gebracht worden waren. Bei den Eiern der oberen Schichten war auf verschiedenen Stadien Stillstand der Entwicklung und darauf Absterben eingetreten. Hier war also doch eine Schädigung jener Eier, welche dem vollen Druck ausgesetzt waren, zu bemerken. Aber schon das Ergebniss der Eier der untersten Schicht scheint mit den von Rauber erhaltenen Befunden in Widerspruch zu stehen.

In Uebereinstimmung mit den Ergebnissen von Samassa stehen die Resultate von Loeb, welcher an Teleostiereiern nachgewiesen hat, dass Vermehrung des Sauerstoffs über eine gewisse Grenze keinen beschleunigenden Einfluss auf die Entwicklung ausübt.

Das Gleiche beobachtete Pott an Hühncheneiern, welche in einer Atmosphäre von strömendem Sauerstoffgase bebrütet wurden. Die Entwicklung war innerhalb der ersten zwei Brutwochen weder beschleunigt noch verzögert, und die Ausbildung der Embryonen war eine ganz normale. Nur war die Allantois intensiv roth und die Haut des Embryos von aufgelöstem Haemoglobin rosa gefärbt. Es wurde mehr Sauerstoff absorbirt und mehr Kohlensäure producirt als bei Bebrütung in der Luft.

Dagegen sind die Eier von Ascaris megalocephala gegen Sauerstoffüberschuss sehr empfindlich. Nach Samassa ist die Entwicklung in reinem Sauerstoff sehr verzögert. In Sauerstoff unter einem Druck von $2^1/_4$ Atmosphären zeigt sich die Entwicklung sofort sistirt, und die Eier sterben nach längstens 11 Tagen ab, während sie sich normal weiter entwickeln, wenn sie in gewöhnlicher Luft dem gleichen Drucke ausgesetzt werden. Reiner Sauerstoff wirkt also hier schädigend. Nach P. Bert ist diese Schädigung als Giftwirkung zu betrachten. Gegen die Ansicht von Lehmann, welcher behauptete, dass die Wirkung comprimirten Sauerstoffs mit der des Sauerstoffmangels identisch sei, und dass dieselbe nur die Synthesen, aber nicht die Spaltungen störe, hat Samassa auf die Thatsache hingewiesen, dass die Ascariseier Sauerstoffmangel verhältnissmässig gut vertragen, während die Entwicklung in comprimirtem Sauerstoff — wie wir gesehen haben — sofort sistirt ist. In letzterem Falle müssen auch die Spaltungen aufhören, wesshalb sich Samassa der Ansicht von P. Bert bezüglich der Wirkung überschüssigen Sauerstoffs unter höherem Druck anschliesst.

Ebenso wie — nach dem Gesagten — die Empfindlichkeit verschiedener Formen für eine die Norm übersteigende Sauerstoffzufuhr eine verschiedene ist, verhält es sich auch mit den Wirkungen relativen Sauerstoffmangels.

Diessbezüglich hat Samassa an den Eiern von Rana temporaria Versuche gemacht, welche nach der Befruchtung durch 4 Tage in Wasserstoff oder Stickstoff gehalten wurden. Die Eier entwickelten sich ebenso rasch wie die Controlleier. Doch zeigten sie sich nach der Beendigung des Versuches in ihrer Entwicklungsfähigkeit vielfach gestört, indem es zu verschiedenen Missbildungen kam, welche auf Störungen der Umwachsung der vegetativen Zellen durch die animalen zurückzuführen sind. Zum Theil bildete sich eine Spina bifida, zum Theil kam es überhaupt nicht zur Anlage eines Nervensystems. Die animalen Zellen stellten eine vielfach zu Höckern ausgezogene Masse dar, welche von den vegetativen Zellen durch eine Rinne abgegrenzt war. Die Wasserstoffeier waren in der Entwick-

lung stärker gestört als die Stickstoffeier. Diess scheint darauf hinzudeuten, dass die Schädigung der Entwicklung nicht dem blossen Sauerstoffmangel, sondern einer specifischen Einwirkung der betreffenden Gasarten zuzuschreiben ist. Die besondere deletäre Wirkung des Wasserstoffgases ist vielleicht durch eine Reduction von Substanzen, die zur Entwicklung nothwendig sind, zu erklären. In ähnlicher Weise übt auch Kohlensäure auf die Eier von Rana temporaria nach Samassa eine direct deletäre Wirkung aus. Eier, die nach der Befruchtung in Kohlensäure gebracht wurden, furchten sich gar nicht oder unregelmässig und waren nach einem Verweilen von 20 Stunden in Kohlensäure sicher getödtet. Da Samassa beobachtete, dass Eier, welche unter Zutritt von Wasser in Kohlensäure gehalten wurden, rascher abstarben als Eier, welche möglichst trocken in CO_2 verweilten, so führt er die vergiftende Wirkung auf die hypothetische Kohlensäure H_2CO_3 zurück. Nach Hallez können Ascaris-Eier 4 Wochen lang in CO_2 verweilen, ohne ihre Entwicklungsfähigkeit einzubüssen. Samassa erklärt diess durch die Annahme, dass in den Ascaris-Eiern zu wenig Wasser vorhanden ist, um die Bildung von H_2CO_3 zu ermöglichen. (?)

Auch für Teleostiereier (Ctenolabrus) fand Loeb, dass dieselben sich in CO_2 nicht furchen und ungleich rascher absterben als in H. An 2- und 4-Zellenstadien treten amoeboide Bewegungen der Oberfläche der Zellen ein, worauf die Zellgrenzen völlig verschwinden.

Es ist von Interesse, dass die Entwicklung der Eier bei Sauerstoffmangel nicht verzögert oder sistirt wurde. Als Resultat weiterer diessbezüglich angestellter Versuche mit besonderen Cautelen ergab sich für Samassa, dass die Eier von Rana temporaria in den ersten 20 Stunden ihrer Entwicklung der Zufuhr von Sauerstoff nicht bedürfen.

Dagegen scheinen die Versuche von Rauber über die Wirkung verminderten Atmosphärendruckes darzuthun, dass spätere Stadien der Entwicklung gegen Sauerstoffmangel empfindlicher sind. Froschembryonen verschiedener Entwicklungsstadien, welche einem Unterdruck von $1/4$ Atmosphäre (also einem Druck von $3/4$ Atmosphäre) durch 16 Tage ausgesetzt wurden, verliessen nach Rauber etwas verspätet die Eihüllen, zeigten sich aber sonst in ihrer Entwicklung nicht wesentlich afficirt. Doch war eine grössere Sterblichkeit zu bemerken. Es ist zu beachten, dass der Gehalt des Wassers an gelöstem Sauerstoff proportional dem Drucke abnimmt.

Eine noch weitergehende Auslese durch Absterben fand bei Embryonen statt, welche einem Unterdruck von $1/2$ Atmosphäre (einem Druck von $1/2$ Atmosphäre) durch 3 Tage ausgesetzt wurden. Von 137 entwickelten sich nur zwei weiter, während die übrigen z. Th. in demjenigen Stadium, in welchem sie eingesetzt worden waren (Gastrulastadium), abgestorben waren, z. Th. sich aber noch etwas weiter entwickelt hatten. Die beiden überlebenden zeigten nichts Auffallendes. Eintägige Wirkung von $3/4$ Unterdruck (ein Druck von $1/4$ Atmosphäre) wirkte tödtlich. Aeltere Larven konnten einen halben Atmosphärendruck durch einige Stunden nicht mehr vertragen. Ein zweijähriger Frosch dauerte 3 Stunden aus.

Setzt man Froschlaich (oder Larven) auch nur für einen Augenblick der vollen Wirkung der Luftpumpe aus, so sterben die Em-

bryonen sämmtlich und die Larven zum grössten Theile sofort ab. An den Gastrulastadien erscheint der ECKER'sche Pfropf als ein mehr oder weniger langer weisser Fortsatz aus dem Prostoma hinausgetrieben (RAUBER).

Nach LOEB entwickeln sich Eier von Fundulus durch zwölf Stunden unter Ausschluss von Sauerstoff. Es ist diess eine Teleostierart, deren Eier sich auf dem Meeresboden entwickeln. Dagegen führte die Sauerstoffentziehung bei den pelagischen Eiern von Ctenolabrus sofortigen Stillstand der Entwicklung und eine eigenthümliche Auflösung der Zellenwände herbei.

Frisch befruchtete Eier von Ctenolabrus furchen sich in Wasserstoff in den meisten Fällen bis zum 4-Zellenstadium, seltener bis zum 8-Zellenstadium. Das geschah jedoch nur in jenen Fällen, in denen die Eier noch den zur Furchung nöthigen O enthielten. War aller O ausgetrieben, so trat keine Furchung und keine Kerntheilung mehr ein. Sobald nur so viel O vorhanden ist, als zur Furchung erforderlich ist, ist der zeitliche Verlauf der Furchung nur eine Function der Temperatur, nicht aber des O-Gehaltes. Sauerstoffmangel wirkt also nicht verzögernd auf die Furchung.

Wenn man Eier, welche auf Eis von Sauerstoff befreit wurden und sodann in Zimmertemperatur 1 Stunde lang im Wasserstoffgas keine Spur von Furchung zeigten, nachträglich der Luft aussetzt, so theilt sich der Keim direct in 4 Zellen, statt erst in 2 und dann in 4.

Aehnliche Resultate bekam LOEB auch für Seeigeleier. Frisch befruchtete Seeigeleier machen im Wasserstoffstrome 1—2 Furchungen durch. Wurde vorher durch 2 Stunden über Eis aller Sauerstoff ausgetrieben, so findet im Wasserstoffstrome überhaupt keine Furchung statt. Setzt man die Eier sodann der Luft aus, so treten sie nach 40—50 Minuten in das 2-Zellenstadium ein. Ohne Sauerstoff ist also weder eine Furchung noch eine Kerntheilung möglich. Auch hier werden beim 2- oder 4-Zellenstadium, welches dem H-Strome ausgesetzt wird, die Furchungsgrenzen rückgebildet.

Auch bei den Eiern von Ascaris megalocephala wird durch Sauerstoffentziehung die Entwicklung vollständig sistirt (HALLEZ; vgl. auch die Beobachtungen von ZIEGLER an Diplogaster longicauda). Wie durch SAMASSA bekannt geworden ist, vertragen die Eier dieser Formen einen lange dauernden, durch Sauerstoffmangel bedingten Entwicklungsstillstand, ohne ihre weitere Entwicklungsfähigkeit zu verlieren. SAMASSA beobachtete nach 45tägiger N-Einwirkung, 50tägiger CO_2-Einwirkung oder nach 60tägiger N_2O-Einwirkung noch die Wiederaufnahme der Entwicklung. Wie schon oben bemerkt, scheint hier Kohlensäure hauptsächlich durch Verdrängung des Sauerstoffs, aber nicht in anderer Weise schädigend zu wirken. Immerhin waren die Eier, welche so lange Zeit in künstlicher Ruhe gehalten waren, einigermaassen in ihrer normalen Entwicklungsfähigkeit geschädigt. Im Allgemeinen ist es auffallend, wie unempfindlich die Ascaris-Eier gegen Sauerstoffentziehung sind, während sie — wie oben erwähnt — gegen Sauerstoffvermehrung empfindlicher reagiren als z. B. Froscheier. Es steht dieses Verhalten der Ascariden offenbar in einem gewissen Zusammenhang mit der parasitären Lebensweise dieser Formen, die auch im ausgebildeten Zustande durch abnorme

Beziehungen zum Sauerstoffe ausgezeichnet sind. Bunge fand, dass Ascaris mystax aus der Katze durch mehrere Tage in vollkommen sauerstofffreiem Medium leben könne und dabei sich lebhaft bewege. Es wurde hierbei von den Thieren Kohlensäure producirt (Bunge, Lehrbuch der phys. und path. Chemie. 4. Aufl. 1898. p. 275 u. 385).

Im Anschlusse an die Ermittlung des Sauerstoffbedürfnisses der Eier lag es nahe, die Frage zu beantworten, ob die Eier CO_2 produciren. Samassa hat ermittelt, dass die Eier von Rana temporaria schon gegen Ende des ersten Entwicklungstages geringe Mengen von Kohlensäure abgeben. Ferner haben schon Baudrimont und Martin-Saint-Anges beobachtet, dass die Eier der Gartenschnecke und ebenso die sich entwickelnden Eier der Reptilien Kohlensäure abgeben.

Die genauesten Untersuchungen hinsichtlich der Respiration des Embryos liegen für das Hühnchenei vor, und es sei hier auf das bezügliche Capitel in Preyer's „Specieller Physiologie des Embryo" verwiesen. Aus Untersuchungen von Preyer und Pott geht hervor, dass das befruchtete und bebrütete Hühnchenei schon lange vor Ablauf des zweiten Tages Sauerstoff aus der Luft aufnimmt. Die Aufnahme von Sauerstoff und die Abgabe von Kohlensäure ist an dem Ei, in welchem ein Embryo zur Entwicklung kommt, vom Ende der zweiten Woche an erheblich grösser als am unbefruchteten Ei. Das Gewicht der vom Ei aufgenommenen Gase ist gleich dem Gewichte der abgegebenen Kohlensäure. Der Gewichtsverlust, welchen ein bebrütetes Hühnerei erkennen lässt, ist auf die Abgabe von Wasser zurückzuführen.

Auf diese Wasserabgabe ist auch die Bildung der sog. Luftkammer zurückzuführen. Ueber die Zusammensetzung der in ihr enthaltenen Gase siehe Hüfner, über ihre Bedeutung für die Respiration des Embryos vgl. Preyer.

Auch über den Einfluss der Sauerstoffentziehung auf die Entwicklung des Hühnchens sind vielfache Versuche angestellt worden. Schon in stagnirender Luft ist die Entwicklung geschädigt. In einem kleinen geschlossenen Luftraume kommt entweder keine Entwicklung zu Stande, oder der Embryo stirbt unter Pilzbildung am Septum früh ab (Dareste, Preyer). Nach Schwann entwickeln sich frisch befruchtete Hühnereier in Wasserstoffgas nur bis zu 15 Stunden und sind nach 30stündiger Bebrütung in Wasserstoffgas auch in der Luft nicht mehr entwicklungsfähig. Nach 24stündiger Bebrütung in demselben können sie sich in Luft noch weiter entwickeln. Im Allgemeinen hat vollständiger Abschluss gegen Luftzutritt (durch Eintauchen der Eier in Wasser oder Oel, durch Oelen oder Ueberfirnissen der Oberfläche etc.) Stillstand der Entwicklung und den Tod des Embryos durch Asphyxie zur Folge. Diess ist besonders in den späteren Abschnitten des embryonalen Lebens der Fall, in denen bereits die Allantois in Function getreten ist. Andererseits ist es festgestellt, dass wesentlich verminderte Sauerstoffzufuhr auf den normalen Ablauf der Entwicklung in keiner Weise störend einwirkt. Aus Eiern, denen man mit Hühnereiweiss 3—5 Lagen Papier überklebt hat, schlüpfen nach 21 Tagen normale Hühnchen aus. Man kann einen grossen Theil der Eioberfläche mit einem für Luft undurchlässigen Firniss bedecken, ohne dass eine Störung der Entwicklung bemerkbar würde (Düsing). Doch sahen Gerlach und Koch in Eiern, die (mit Ausnahme eines über der Keimscheibe gelegenen Luftfleckes von

4.5—6 mm Durchmesser) ganz übertirnisst worden waren, häufig normal entwickelte, aber sehr kleine Embryonen hervorgehen.

Nach DARESTE ist der durch Uebertirnissen der Eier hervorgerufene Sauerstoffmangel die Ursache für das Auftreten mannigfacher Hemmungsmissbildungen, die sowohl am Embryo selbst als auch an den Eihüllen zur Entwicklung kommen können. In gleicher Weise hat ROUX darauf hingewiesen, dass auch bei Froscheiern unter ungenügendem Luftzutritt auf Hemmungen bezw. Verzögerungen mancher Vorgänge beruhende formale Abweichungen häufig vorkommen.

Ueber die Frage, ob die „Lage" der Luftquelle zur Blastula irgend einen differenzirenden Einfluss auf dieselbe ausübt, derart, dass etwa immer dieselben Organe des Embryos sich an der der Luft zugewendeten Seite entwickeln, hat ROUX Beobachtungen an Froscheiern angestellt, welche in Glasröhren eingeschlossen waren. Es ergab sich, dass kein derartiger Einfluss zu bemerken ist, indem sich der Urmund in keiner constanten Lage zur Luftquelle entwickelte.

Allerdings glaubte L. GERLACH, durch Beschränkung der Athmungsgelegenheit in der Richtung der vorhandenen Primitivrinne eine Spaltung derselben und somit eine Doppelmissbildung hervorrufen zu können, indem er über dem Keime eine Y- oder V-förmige firnissfreie Stelle anbrachte. Dagegen hat ROUX darauf aufmerksam gemacht, dass der Procentsatz der von GERLACH erhaltenen Doppelmissbildungen ein zu geringer ist, um eine derartige causale Beziehung mit Sicherheit annehmen zu können.

Dieser Kritik der GERLACH'schen Versuche hat sich neuerdings auch MITROPHANOW angeschlossen. Allerdings geht aus den Versuchen dieses Autors hervor, dass in localisirter Beschränkung der Gaszufuhr, wenn sie mit abnorm hoher Brüttemperatur combinirt wird, ein teratogenetisches Mittel gegeben ist, um bestimmt localisirte Veränderungen am Embryo zu erzeugen. Aber diese Veränderungen sind anderer Art als die von GERLACH beobachteten. Wenn MITROPHANOW die vordere Hälfte des Eis durch Lackiren impermeabel machte, so erhielt er in einer Anzahl von Fällen eine deutliche Verhinderung der Entwicklung der vorderen Hälfte des hellen Fruchthofes und im weiteren Verlaufe Veränderungen der Ausbildung des Kopffortsatzes und der Gehirnanlage; in anderen Fällen dagegen war die vordere Hälfte unter diesen Bedingungen normal entwickelt, während die hintere Hälfte des Embryos gewisse Abnormitäten (Erweiterungen des hinteren Endes des Primitivstreifens etc.) zeigte. Dagegen kann durch Lackiren der hinteren Hälfte des Eis nur eine Hemmung der Entwicklung des hinteren Endes des Embryos ohne welche weiteren Complicationen herbeigeführt werden. Wir könnten auf diese Verschiedenheit des Verhaltens des vorderen und hinteren Antheils der Embryonalanlage und ihre Erklärung nur unter Zugrundelegung der Ansichten näher eingehen, die sich MITROPHANOW über die Wachsthumsbedingungen des Hühnchenembryos im Allgemeinen gebildet hat, müssen diessbezüglich aber auf die Originalarbeit verweisen.

Es erscheint nicht ausgeschlossen, dass die Sauerstoffzufuhr auf die Gestaltungsverhältnisse des Embryos einen richtenden Einfluss allgemeiner Art ausübt, wie HIS annahm, indem er den Ectoderm-

zellen des Lachsembryos das Bestreben zuschrieb, sich in grösstmöglicher Ausdehnung der oberen Fläche zuzuwenden, wodurch es sich erklären würde, dass in den dickeren Parthien der Schicht die tiefer liegenden Zellen sich zwischen die oberflächlichen einkeilen, während in den dünneren Lagen die Zellen sich möglichst ausbreiten. In ähnlicher Weise hat auch Herbst das Wandern der Kalkbildungszellen an bestimmte Stellen der Gastrulawand bei Echinidenlarven, ferner das Wandern der Zellen an die Oberfläche des Embryos bei der superficiellen Furchung der Arthropodeneier und andere Processe auf Oxygenotaxis, also auf das Sauerstoffbedürfniss der betreffenden Zellen zurückgeführt.

Zu den Ermittlungen über den Einfluss abgeänderter respiratorischer Bedingungen des Embryos sind auch die Experimente von Giacomini über die Entwicklung von Hühnereiern in verdünnter Luft (bei einer Verminderung des Atmosphärendruckes um 16—17 cm der Quecksilbersäule) zu rechnen. Hier war die Entwicklung meist ungefähr am Ende des ersten Tages, zu einer Zeit, wenn die Blutbildung und die Entwicklung der Area vasculosa im Gange ist, zum Stillstand gekommen. Dass es bei diesen Versuchen wirklich nur der Sauerstoffmangel ist, welcher den Stillstand der Entwicklung bedingt, bewiesen Controllversuche in einer sauerstoffreichen Atmosphäre von gleichem Druck, bei welchen normale Embryonen erzielt wurden, die sogar die von Pott beobachteten Merkmale, welche für die Entwicklung in reinem Sauerstoff charakteristisch sind, erkennen liessen.

Aus dem Vorstehenden ergibt sich, dass der Embryo während seiner Entwicklung Sauerstoff aufnimmt und Kohlensäure abgibt. Er bedarf demnach zu seiner normalen Ausbildung einer gewissen minimalen Sauerstoffmenge, und zwar scheint das Sauerstoffbedürfniss für die Eier der verschiedenen Formen ein verschiedenes zu sein und mit dem Fortschreiten der Entwicklung zu wachsen. Eine Vermehrung des Sauerstoffs über das zur Entwicklung nöthige minimale Quantum wirkt nicht beschleunigend; dagegen wird bei abnorm vermehrter Sauerstoffzufuhr eine Giftwirkung beobachtet, die sich in Verzögerung und Stillstand der Entwicklung, eventuell durch Absterben des Embryos kund gibt. Sinkt die dem Embryo zugeführte O-Menge unter das zur Entwicklung nöthige Minimum, so wird die Entwicklung verzögert, oder sie kommt völlig zum Stillstand. Durch Zufuhr von irrespirablen Gasarten werden specifisch toxische Schädigungen des Embryos hervorgerufen.

Von besonderer Bedeutung ist die Beobachtung von Loeb, dass unter Einfluss des Sauerstoffmangels die Grenzen der Furchungszellen verschwinden, indem die oberflächliche Plasmamembran der Blastomere verflüssigt wird. Tritt dann Sauerstoff wieder zu, so wird die Zellwand von Neuem gebildet. Diese Beobachtung steht in einem gewissen Zusammenhange mit der Annahme von Loeb, dass wir im Zellkern das hauptsächlichste Oxydationsorgan der Zelle zu erblicken haben. Es scheint, dass während der Entwicklung synthetische Processe ablaufen, welche an die Sauerstoffzufuhr gebunden sind. Diese Oxydationsprocesse vollziehen sich unter dem Einflusse katalytisch wirksamer Stoffe („Sauerstoffüberträger" Traube), welche man nach der Entdeckung Spitzer's in gewissen eisenhaltigen Nucleoproteïden vermuthen darf. Da in der Chromatinsubstanz der Zell-

kerne Eisen nachgewiesen ist (MAC ALLUM) und die Nucleoproteïde typische Kernsubstanzen sind, so kann man mit LOEB vermuthen, dass der Zellkern der Sitz der Oxydationsfermente, demnach das eigentliche Oxydationsorgan der lebenden Substanz ist.

Zum Schlusse sei noch erwähnt, dass vielleicht der Sauerstoffzufuhr eine Bedeutung als Richtungsreiz für gewisse speciellere Gestaltungen des Organismus zukommt. Schon HIS hat die Flächenzunahme des Lachskeimes vermuthungsweise durch ein den Zellen zukommendes, auf Oxygenotaxis beruhendes Bestreben, in grösstmöglicher Ausdehnung sich der oberen Fläche zuzuwenden, erklärt. Aehnlich führt HERBST das Wandern der Furchungszellen im Arthopodenei bei superficieller Furchung auf Oxygenotaxis zurück, ebenso das der Vitellophagen, wenn sie sich an der Oberfläche des Dotters zur Bildung des Mitteldarmepithels zusammenschliessen.

Als eine durch den Ort der Sauerstoffzufuhr bestimmte speciellere Ausgestaltung (Oxygenomorphose) muss es bezeichnet werden, wenn nach LOEB's Beobachtung durchschnittene Stämme von Tubularia mesembryanthemum nur dann neue Hydranthen erzeugen, wenn die Schnittfläche von freiem Wasser umspült wird. Steckt man die Schnittfläche in eine Pipette und letztere in den Sand des Aquariums, so wird an demselben nur ausnahmsweise ein neuer Hydranth gebildet.

Litteratur.

Baudrimont, A., et Martin Saint-Ange. *Recherches sur les phénomènes chimiques de l'évolution embryonnaire des oiseaux et des batraciens. Annales de chimie et de physique. 3. Reihe. 21. Bd. 1847.*

Bert, P. *La pression barométrique. Recherches de physiologie expérimentale. Paris 1878.*

Dareste, C. *Sur l'évolution de l'embryon dans les œufs mis en incubation dans l'eau chaude. Compt. rend. T. 88. Nr. 22. p. 1138. 1879.*

Dareste, C. *Sur l'influence qu'exerce sur le développement du poulet l'application totale d'un vernis ou d'un enduit oléagineux sur la coquille de l'œuf. Ann. Sc. nat. 4. Sér. 15. Bd. 1861, und Mem. Soc. Biol. Paris. 4. Bd. 1857.*

Düsing, C. *Versuche über die Entwicklung des Hühnerembryos bei beschränktem Gaswechsel. Pflüger's Arch. Bd. 33. 1 u. 2. 1883.*

Gerlach, L. *Ueber künstliche Erzeugung von Doppelbildungen beim Hühnchen. Sitz.-Ber. phys.-med. Societät zu Erlangen 8. Nov. 1880.*

Gerlach, L. *Die Entstehungsweise der Doppelmissbildungen bei den höheren Wirbelthieren. Stuttgart, Enke. 1882.*

Gerlach, L., und Koch, H. *Ueber die Production von Zwergbildungen im Hühnerei auf experimentellem Wege. Biol. Centralbl. Bd. II. Nr. 22. 1883.*

Giacomini, C. *Influence de l'air raréfié sur le développement de l'œuf de poule. Arch. Ital. Biol. Tom. 22. 1894.*

Hallez, P. *Recherches sur l'embryogénie et sur les conditions de développement de quelques Nématodes. 1885.*

Hüfner, G. *Beitrag zur Lehre von der Athmung des Eis. Arch. f. Anat. und Phys. Phys. Abth. 1892.*

Koch, H. *Ueber die künstliche Herstellung von Zwergbildungen im Hühnerei. L. Gerlach's Beitr. zur Morphologie und Morphogenie. Auch Inaug.-Diss. Erlangen 1884.*

Lehmann, L. B. *Ueber den Einfluss des comprimirten Sauerstoffs auf die Kaltblüter und auf einige Oxydationen. Inaug.-Diss. Zürich 1883.*

Loeb, Jacq. *Ueber die relative Empfindlichkeit von Fischembryonen gegen Sauerstoffmangel und Wasserentziehung. Pflüger's Arch. Bd. 55. 1894.*

Loeb, Jacq. *Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Thiere. I u. II. Würzburg 1891 u. 1892.*

Loeb, Jacq. *Untersuchungen über die physiologischen Wirkungen des Sauerstoffmangels. Pflüger's Arch. 62. Bd. 1895.*

Loeb, Jacq. *Warum ist die Regeneration kernloser Protoplasmastücke unmöglich oder erschwert? Arch. Entw.-Mech. 8. Bd. 1899.*

Mac Allum, A. B. *Iron Compounds in Animal and Vegetable Cells. Quart. Journ. Micr. Sci. 38. Bd. 1895.*

Mac Allum, A. B. *Investigations of the Presence of Iron Compounds in Animal and Vegetable Cells. Q. J. M. Sc. 38. Bd. 1895.*

Mitrophanow, P. *Teratogenetische Studien. III. Einfluss der veränderten Respirationsbedingungen auf die erste Entwicklung des Hühnerembryos. Arch. Entw.-Mech. 10. Bd. 1900.*

Pott, R. *Versuche über Respiration des Hühnerembryo in einer Sauerstoffatmosphäre. Pflüger's Arch. 31. Bd. 1883.*

Pott, R., *u.* **Preyer, W.** *Ueber den Gaswechsel und die chemischen Veränderungen des Hühnereies während der Bebrütung. Pflüger's Arch. 27. Bd. 1882.*

Preyer, W. *Specielle Physiologie des Embryo. Leipzig 1885.*

Rauber, A. *Ueber den Einfluss der Temperatur, des atmosphärischen Druckes und verschiedener Stoffe auf die Entwicklung thierischer Eier. Sitz.-Ber. der Naturf. Ges. Leipzig. 10. Jahrg. 1883.*

Rauber, A. *Die Regeneration der Krystalle. Biol. Centralbl. 16. Bd. 1896.*

Rauber, A. *Der karyokinetische Process bei erhöhtem und vermindertem Atmosphärendruck auf Embryonen. Ber. 57. Vers. D. Naturf. u. Aerzte. Magdeburg. p. 196—197. 1884.*

Samassa, H. *Ueber die äusseren Entwicklungsbedingungen des Eier von Rana temporaria. Verh. D. Zool. Ges. 6. Vers. Bonn. 1896.*

Samassa, P. *Ueber die Einwirkung von Gasen auf die Protoplasmaströmung und Zelltheilung von Tradescantia, sowie auf die Embryonalentwicklung von Rana und Ascaris. Vorl. Mitth. Verh. Naturh. Med. Verein. Heidelberg. N. F. 6. Bd. 1898.*

Spitzer. W. *Die Bedeutung gewisser Nucleoproteïde für die oxydative Leistung der Zelle. Pflüger's Arch. Bd. 67. 1897.*

Schultze, O. *Ueber den Einfluss des Luftmangels auf die erste Entwicklung des Eis. Verh. phys.-med. Ges. Würzburg. 1899.*

Schwann, Th. *De necessitate aëris atmosphaerici ad evolutionem pulli in ovo incubato. Berlin. Diss. 1834. Müll. Arch. 1835.*

Yung, E. *Sur l'influence des milieux physico-chimiques sur le développement des animaux. Arch. Sc. Physiq.-Nat. Genève. Tom. 14. 1885.*

Ziegler, H. E. *Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge der Nematoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 60. Bd. 1895.*

5. Der Einfluss veränderter chemischer Zusammensetzung des umgebenden Mediums.

Wir sind schon durch den vorstehenden Abschnitt auf die Stoffwechselvorgänge im Organismus verwiesen worden. Um diesen Fragen noch näher zu treten, hat man verschiedene Experimente angestellt in der Absicht, den Chemismus des Entwicklungsganges zu beeinflussen und auf diese Weise Missbildungen hervorzurufen. Nach dem Grundsatze: corpora non agunt nisi soluta, kann eine Abänderung der chemischen Entwicklungsvorgänge nur durch Einwirkungen von Lösungen auf das Ei gedacht werden. Man hat zu diesem Zwecke die Eischale des Hühncheneis angebohrt und Lösungen verschiedenster Substanzen zufliessen lassen. Es sei hier nur in Kurzem auf die zahlreichen nach dieser Richtung angestellten Versuche, über welche Féré in den Compt. Rend. d. l. Soc. Biologique (Paris) berichtet, hingewiesen, ohne im Einzelnen auf die mannigfaltigen Resultate der-

selben näher eingehen zu wollen. In anderen Fällen hat man an Eiern von Thieren, die sich im Wasser entwickeln, experimentirt, indem man einfach den Salzgehalt des umgebenden Mediums in entsprechender Weise veränderte.

Der Einfluss derartiger Lösungen braucht nicht nothwendiger Weise ein chemischer zu sein. Es ist der Fall denkbar, dass die betreffenden Substanzen sich dem Protoplasma gegenüber chemisch völlig indifferent verhalten und nur als Mittel der Wasserentziehung oder durch Veränderung der Beziehungen des osmotischen Druckes innerhalb und ausserhalb des sich entwickelnden Eis wirken.

Schliesslich wäre der Fall denkbar, dass beide Wirkungsweisen gleichzeitig in Frage kommen.

In so weit es sich im Folgenden um Versuche handelt, bei denen der Salzgehalt des umgebenden Mediums für Eier, die sich im Wasser entwickeln, in abnormer Weise geändert wurde, haben wir auf die Bedeutung der Salze für den Stoffwechsel der Organismen hinzuweisen, ein Thema, das neuerdings von Rywosch zusammenfassend dargestellt wurde, welcher Zusammenstellung wir das Folgende entnehmen. Es ist durch die Versuche von Forster an Hunden und Tauben bekannt, dass Salze, in erster Linie Verbindungen von Natron, Kali und Kalk mit Chlor und Phosphorsäure, ferner auch Magnesium und Eisen in geringen Mengen zu den nothwendigen Nahrungsbestandtheilen der Organismen gehören. Bei fast vollkommen salzloser Kost gehen Hunde in 26—46 Tagen unter Abmagerung, Lähmungs- und Krampferscheinungen zu Grunde.

Zunächst ist darauf hinzuweisen, dass Salze, welche alkalisch reagiren (Na_2CO_3, $NaHCO_3$, Na_2HPO_4), vielleicht desshalb von Be-Bedeutung für den Organismus sind, weil sie die demselben zuträgliche Alkalescenz der Gewebe erhalten, sei es, indem sie in ihren Lösungen sehr viel CO_2 zu absorbiren im Stande sind, sei es, indem sie die beim Stoffwechsel (Eiweisszerfall) sich bildenden Säuren (H_2SO_4) und die beim Zerfall des Lecithins sich erzeugende Phosphorsäure neutralisiren. Lunin hat durch besondere nach dieser Richtung angestellte Versuche an Mäusen die Bedeutung der mit der Nahrung aufgenommenen Salze für die Neutralisation der durch den Stoffwechsel erzeugten Schwefelsäure, wie es scheint, einwandfrei nachgewiesen. (Vgl. Bunge Lehrb. d. phys. und path. Chemie. 4. Aufl. 1898 p. 96 und ff.).

Bezüglich der Bedeutung der Alkalescenz der Gewebe sei darauf hingewiesen, dass, soviel wir wissen, eine schwach alkalische Reaction für die Erhaltung des Lebens überhaupt nothwendig ist. Nach Loeb ist diese Thatsache auf die Förderung, welche die Oxydationsprocesse durch Alkalien erfahren, zurückzuführen. Loeb konnte durch Versuche an Arbacia- und Fundulus-Embryonen nachweisen, dass geringe Mengen von Alkali dem umgebenden Medium zugesetzt die Entwicklung beschleunigen, während geringe Mengen von Säure einen hemmenden Einfluss auf die Entwicklung ausüben. Bei den Versuchen von Loeb an Arbacia wurden 1,5 oder 2 ccm einer $^1/_{10}$ normalen NaHO-Lösung auf 100 ccm Seewasser zugesetzt. Ein gewisser Grad von Alkalescenz, den auch Herbst bei seinen Versuchen an Seeigeleiern als nothwendige Vorbedingung der Entwicklung erkannte, befördert somit die mit den Oxydationsprocessen im Organismus verbundenen synthetischen Vorgänge.

Die neutralen Salze (wie ClNa, KCl) sind vermuthlich nöthig, um gewisse Eiweissstoffe (Globuline) in Lösung zu erhalten. Ferner dienen sie jedenfalls zur Regulirung der osmotischen Druckverhältnisse im Organismus, insofern man aus Experimenten an Einzelligen schliessen darf, dass der Salzgehalt oder die osmotische Spannung des umgebenden Mediums von grosser Wichtigkeit für die Lebens- und Wachsthumsprocesse derselben ist. Für Mehrzellige dient demnach die Aufnahme von Salzen dazu, die osmotische Spannung der Körperflüssigkeiten (Gallerten in Körperhöhlen etc.) den Zellen gegenüber zu reguliren. Wir werden aus Anlass der Besprechung der Versuche von HERBST auf diese Verhältnisse näher zurückkommen. Vor Allem hat HÖBER auf die Bedeutung der osmotischen Spannungsdifferenzen für das Wachsthum der Zellen hingewiesen. KÖPPE will die Salze geradezu als Nahrungsmittel betrachtet wissen, da sie dem Körper in ihren Lösungen Energie zuführen, welche sich in Druck- und Bewegungserscheinungen äussert und allerdings nicht nach Kalorien, sondern in Atmosphärendruck gemessen wird.

Ueberdies kommt den neutralen Salzen jedenfalls auch eine mehr directe Beziehung zum Chemismus der Zellen zu. Vor Allem dürften sie für die im Organismus ablaufenden Fermentationsprocesse von Bedeutung sein. Näheres hierüber vgl. bei RYWOSCH.

Es scheint des Ferneren, dass die neutralen Salze in den Molecularverband (Micellarverband NÄGELI) des Protoplasmas eingehen. Die Salze erscheinen dem Protoplasma physicalisch beigemengt. Es sei hier darauf hingewiesen, dass nach GRAHAM der Gelatinirungsprocess kolloider Substanzen durch Salze stark beeinflusst wird. Es scheint demnach den Salzen eine gewisse Bedeutung für die Erhaltung des „festflüssigen“ Aggregatzustandes des Protoplasmas zuzukommen.

Es soll im Folgenden zunächst über die Resultate berichtet werden, welche man bei Züchtung von Echiniden- und Amphibienembryonen in verschiedenartigen Lösungen erhalten hat. Wenn schon bei diesen Versuchen vielfach specifische Effecte zu Tage treten, welche auf eine toxische Beeinflussung gewisser Elemente schliessen lassen, so ist diess in noch höherem Maasse der Fall bei den Experimenten der Brüder HERTWIG über den Befruchtungs- und die ersten Entwicklungsvorgänge unter dem Einflusse toxischer Substanzen, auf welche Versuche wir — wegen ihrer allgemeinen Bedeutung — in einem Anhange zu diesem Abschnitte ausführlicher eingehen.

Die wichtige Frage, in wie weit die im normalen Seewasser enthaltenen Stoffe bei der Entwicklung der Echinideneier chemisch thätig sind, wurde von HERBST eingehend behandelt, indem er Seeigeleier in künstlichen Lösungen züchtete, welche mit dem Seewasser isotonisch waren, aber sich von normalem Seewasser durch das Fehlen bestimmter Salze unterschieden. HERBST kam dabei zu dem Resultate, dass die Echinodermeneier von Beginn ihrer Entwicklung an aus dem Seewasser bestimmte Stoffe aufnehmen, deren sie zu ihrer normalen Entwicklung nothwendiger Weise bedürfen. Die normale Entwicklung der Seeigellarven bis zum Pluteus hängt nicht nur von einer bestimmten physicalischen, sondern vor allen Dingen von einer bestimmten chemischen Beschaffenheit des umgebenden Mediums ab.

Als solche zur normalen Entwicklung und zur Erhaltung des Lebens der vierarmigen Plutei unumgänglich nothwendige Stoffe er-

mittelte Herbst: Schwefel (geliefert von den Sulfaten), Chlor, Natrium, Kalium, Magnesium und Calcium, welches den Eiern als Carbonat und auch noch in anderer löslicher Form ($CaSO_4$ resp. $CaCl_2$) geboten werden muss.

Es ergibt sich hieraus, dass die Seeigel zu ihrer normalen Entwicklung zwei Elemente mehr nötig haben als die pflanzlichen Organismen, nämlich das Chlor und das Natrium, welche für die Entwicklung pflanzlicher Organismen als entbehrlich erwiesen sind.

Selbstverständlich dürften für andere thierische Organismen noch weitere Elemente zur Entwicklung unentbehrlich sein, z. B. Kieselsäure für die mit Kieselskeleten versehenen Formen etc.

Aus weiteren vergleichenden Experimenten ergab sich ferner die Unentbehrlichkeit einzelner der angeführten Stoffe auch für andere thierische Formen.

Andererseits ergab sich jedoch, dass dotterreiche Eier von gewissen Formen, z. B. von Labrax, zu ihrer normalen Entwicklung nicht sämmtlicher angeführter Stoffe bedürfen, was offenbar so zu deuten ist, dass sie die zu ihrer Entwicklung nöthigen Stoffe bereits im Ei in nöthiger Menge mitbekommen haben. Nach Rauber soll sich Froschlaich in destillirtem Wasser ganz normal entwickeln.

Nach dem Gesagten ist es erklärlich, dass das Echinidenei auf Veränderungen der chemischen Zusammensetzung des umgebenden Mediums in empfindlicher Weise reagirt. In der That haben diessbezüglich angestellte Versuche bereits werthvolle Resultate geliefert.

Zunächst sind die interessanten Versuche von Herbst zu erwähnen, welcher bei Züchtung von Echiniden- und anderen Entwicklungsstadien in kalkfreiem Medium eine Lockerung des zelligen Zusammenhangs bis zu völligem Auseinandergehen der Zellen beobachtete, ohne dass die Zellen im Uebrigen in ihrer Entwicklungs- und Lebensfähigkeit wesentlich geschädigt wurden (Fig. 8). Bringt man befruchtete Echinus-Eier, welche durch Schütteln membranlos gemacht wurden, in ein kalkfreies Medium, so furchen sie sich, aber die einzelnen Theilungsproducte rücken nach jeder Theilung aus einander, so dass sie zum Theil durch grössere Zwischenräume von einander getrennt erscheinen. Trotzdem bleiben sie am Leben, sie theilen sich weiter, und zwar werden — wie bei normaler Entwicklung — die Micromeren (Fig. 8, D) gebildet, d. h. jede Zelle theilt sich, abgesehen von der erwähnten Veränderung des Vorgangs, wie sie es im normalen Verbande gethan haben würde. Schliesslich werden kleine, abgerundete, von einander isolirte Geisselzellen (den Blastulazellen entsprechend) ausgebildet. Das gleiche Resultat wird erzielt, wenn man Furchungsstadien, die unter normalen Bedingungen zu Stande kamen, oder auch spätere Larvenstadien in kalkfreies Medium bringt. Auch hier wird der zellige Zusammenhalt gelöst, die Zellen runden sich ab und werden isolirt, ohne dass diese Vorgänge das sofortige Absterben der Zellen zur Folge hätten.

Das Auseinanderrücken der Theilungsproducte findet nur so lange statt, als die betr. Stadien sich thatsächlich im kalkfreien Medium befinden. Werden dieselben nachträglich in ein kalkhaltiges Medium zurückversetzt, so furchen sich die einzelnen isolirten Elemente von nun an genau so, wie sie es bei normaler Entwicklung gethan haben würden, und ihre Abkömmlinge bleiben in normalem Zusammenhange. Es werden auf diese Weise z. B. aus isolirten $^1/_2$ Blastomeren zu-

nächst (wie bei den Schüttelversuchen von FIEDLER und DRIESCH; vgl. unten) Halbembryonen gebildet, die sich aber schliesslich zu kleinen Blastulis von halber Grösse anordnen und normale Zwergplutei liefern. Es werden somit so viel Miniatur-Blastulae erzeugt, als vollkommen isolirte Elemente im Momente der Uebertragung in das kalkhaltige

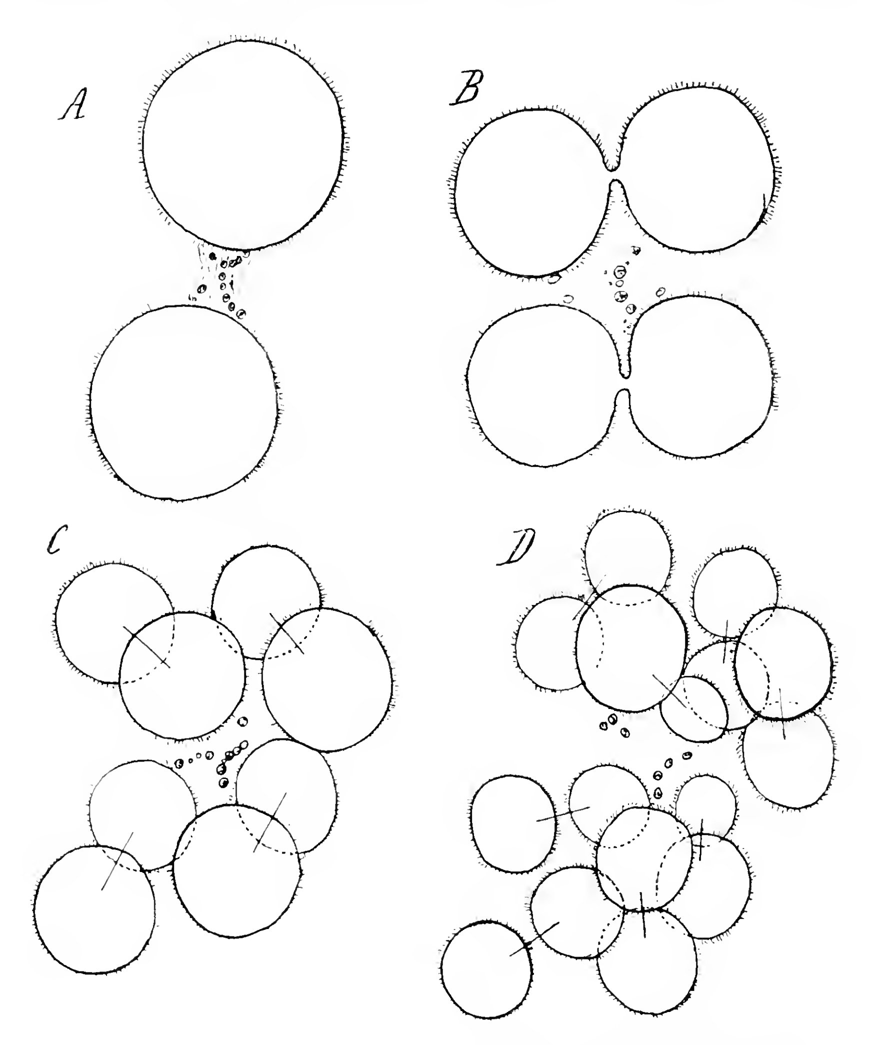


Fig. 8. Furchung von Echinus-Eiern im Ca-freien Medium (nach HERBST). *A* Zweizelliges, *B* vierzelliges, *C* achtzelliges und *D* sechzehnzelliges Stadium. Man vergleiche Fig. 5, p. 20, als Bild der normalen Furchung.

Medium vorhanden waren. Eine gegenseitige Annäherung und ein Aneinanderschliessen der vollkommen isolirten Blastomere (nach Art des ROUX'schen Cytotropismus) konnten nicht beobachtet werden. Anders verhalten sich dagegen Elemente, welche sich in Folge des Ca-Mangels abgerundet hatten, aber noch berührten, wie diess bei

Eiern der Fall war, die der Membran nicht beraubt worden waren, wo dann in Folge des Vorhandenseins des Dotterhäutchens das Auseinanderrücken der Blastomere nur unvollkommen stattfinden konnte. Bei diesen war nach Uebertragung in das kalkhaltige Medium ein nachträgliches Aneinanderschliessen der sich berührenden Elemente zu bemerken (Cytarme), so dass schliesslich aus dem gelockerten Furchungsstadium nur ein einziger Embryo resultirte.

Es ist einleuchtend, dass wir in dem vorliegenden Verfahren eine ganz vorzügliche Methode besitzen, um Blastomere von einander mit anscheinend der geringsten Schädigung zu isoliren, und kommt derselben sonach eine grosse Bedeutung für die mannigfachsten Versuche zu.

Eine ähnliche Auflockerung der Furchungsstadien hatte schon Driesch in Folge von Wärmeeinwirkung (vgl. oben p. 20 ff.) beobachtet. Auch Herbst konnte bei seinen Versuchen eine begünstigende Wirkung der Wärme beobachten. Ausserdem stellte er eine geringfügig hemmende Wirkung der erhöhten Alkalinität der Versuchsmischung fest. Vgl. hierzu p. 41.

Bezüglich der Ursachen der besprochenen Erscheinung weist Herbst zunächst auf das durch Ca-Mangel erzeugte veränderte Aussehen der (plasmatischen?) Verbindungsmembran zwischen den Blastomeren hin, auf welche unter Anderen Hammar neuerdings aufmerksam gemacht hat. Sie erscheint nach aussen nicht scharf begrenzt und ist durch Ca-Mangel strahlig geworden. Man kann annehmen, dass eine Herabsetzung der Oberflächenspannung dieser Membran die Vorbedingung für das Auseinanderrücken der Blastomere ist, welches zunächst durch die mit jeder Zelltheilung verbundenen Formveränderungen und Eigenbewegungen der Zellen verursacht würde. Eine gewisse Schwierigkeit für diese Erklärung ergibt sich aus dem Umstande, dass nach dem Rücktransport in normales Seewasser die weiter entstehenden Theilungsproducte mit einander vereinigt bleiben, obgleich die Hammar'sche Verbindungsmembran nicht vollständig zu ihrer normalen Beschaffenheit restituirt wird. Es scheint demnach, dass für das Auseinanderrücken der Blastomere im kalkfreien Medium resp. für ihr Vereinigtbleiben bei normalen Verhältnissen noch irgend ein anderer Factor in Frage kommt. Fehlerquellen, wie ein Auseinanderfallen der gelockerten Blastomere in Folge der Einwirkung der Schwere, von Strömungen in der Versuchsflüssigkeit oder von Erschütterungen, konnten ziemlich ausgeschlossen werden.

Ferner sind hier weitere Untersuchungen von Pouchet und Chabry und von Herbst über das Verhalten von Seeigeleiern zu dem Kalkgehalte des umgebenden Mediums zu erwähnen. Pouchet und Chabry verminderten den Kalkgehalt des Seewassers, indem sie den Kalk durch Kalium- resp. Natriumoxalat ausfällten. Die Entwicklung der Seeigeleier wurde bereits alterirt, wenn der Kalkgehalt nur um $^1/_{10}$ verringert wurde. Bei fortschreitender Abnahme des Kalkgehaltes war der Einfluss ein grösserer. Das Kalkgerüst wurde rudimentär, und es fehlten den Larven die für den Pluteus so characteristischen Arme. Ja, es kamen Larven zu Stande, welche des Kalkgerüstes und ebenso der Arme vollkommen entbehrten. Die Gestalt dieser Larven war halbkugelig.

Ganz ähnliche Larvenformen bekam Herbst durch Zusatz von Kaliumsalzen (Chlorkalium, Bromkalium, Iodkalium, Kaliumnitrat und Kaliumsulfat, ferner von Chlorrubidium und Chlorcaesium, Iodnatrium,

Natriumnitrat und Magnesiumsulfat) zum Seewasser, in welchem die Larven gezogen wurden. Die Entwicklung verlief zunächst normal. Doch war die Bildung der Kalknadeln verzögert, und das Kalkgerüst

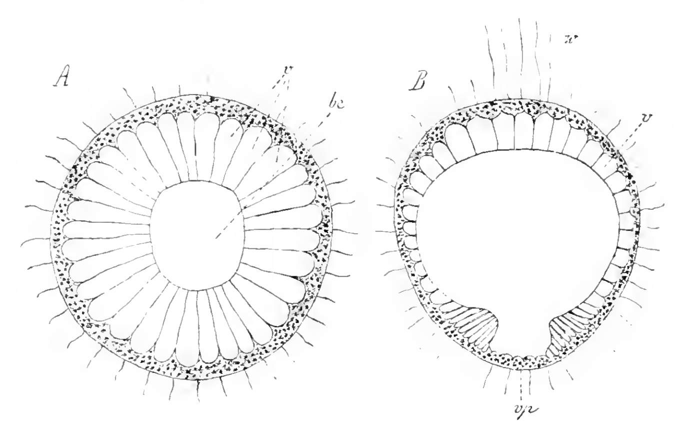


Fig. 9. *A* Blastula aus einer Lithiumcultur von Sphaerechinus granularis, *B* normale Blastula derselben Form. (Nach HERBST.) *bc* Blastocoel, *v* Vacuolen, *vp* vegetativer Pol, *w* Wimperschopf.

wurde nur anormal producirt und nicht weiter ausgebildet. Dementsprechend kam es auch nicht zur Bildung der für den Pluteus characteristischen Fortsätze, obgleich im Uebrigen die innere Organi-

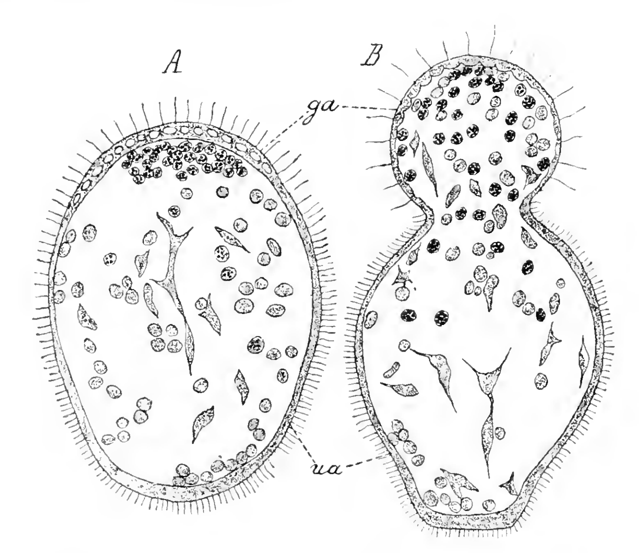


Fig. 10. Lithiumlarven von Sphaerechinus granularis (nach HERBST). *A* Gestreckte Blastula, *B* Späteres Stadium.
ga Gastrulawandabschnitt, *ua* Urdarmabschnitt.

sation der Larven (Ausbildung des Darmkanals) vollkommen der eines normalen Pluteus entsprach (Kaliumlarve). HERBST schliesst, dass durch Einfluss der genannten Salze jene Stoffwechselvorgänge, von

denen die Kalkgerüstbildung abhängig ist, gestört worden sind (durch Einwirkung auf die Kalknadelbildungszellen), und dass das Auswachsen der Arme oder Fortsätze des Pluteus durch einen Reiz bedingt ist, welchen die sich vergrössernden und vorwärts schiebenden Kalkstäbe auf die betreffenden Stellen der Körperwandung ausüben.

Noch grösseres Interesse gewährten die Erscheinungen, welche Herbst an der Entwicklung von Seeigeleiern unter Einwirkung von Lithiumsalzen (Chlorlithium, Bromlithium, Jodlithium, Lithiumnitrat und Lithiumsulfat) beobachten konnte (auf 1940 ccm Seewasser 60 ccm einer 3,7 %igen Lithiumsalzlösung in Wasserleitungswasser). Es kamen hier Larven zur Entwicklung, welche ebenso wie die Kaliumlarven der Kalkspicula und Arme entbehrten, und bei denen die

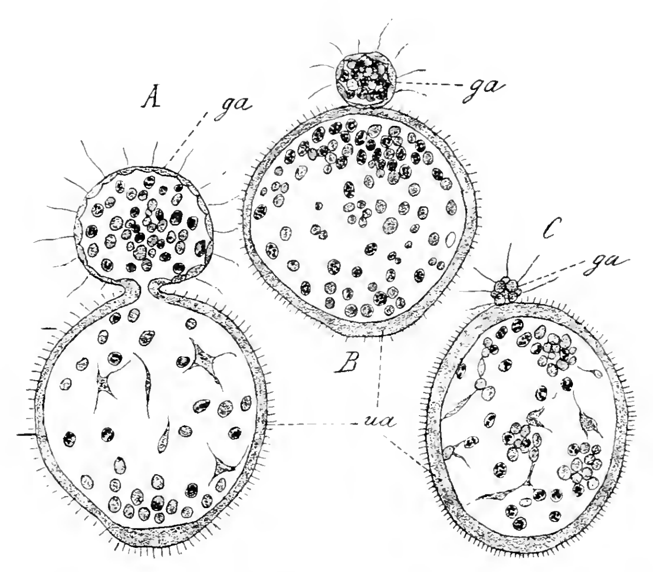


Fig. 11. Lithiumlarven von Sphaerechinus granularis mit verschieden grossem Gastrulawandabschnitt (nach Herbst).
ga Gastrulawandabschnitt, *ua* Urdarmabschnitt.

Darmanlage vollkommen nach aussen umgestülpt war (Fig. 10—12). Im Allgemeinen ergab sich eine Verzögerung der Entwicklung der Lithiumlarven gegenüber der normalen. Die ausgebildeten Lithiumlarven hatten eine sehr characteristische Gestalt. Sie bestanden aus zwei rundlichen oder blasenförmigen Abschnitten (Fig. 10, *B*), von denen der eine, dünnwandigere (*ga*) dem Körper des normalen Pluteus entspricht (Gastrulawandabschnitt), während der andere, dickwandige (*ua*) als umgestülpter Urdarm zu betrachten ist (Urdarmabschnitt). Zwischen beiden lässt sich an späteren Stadien ein besonderes Verbindungsstück (das Homologon des Enddarmes) erkennen. Der Innenraum der Larve enthält Mesenchym; doch sind die Pigmentzellen anfangs nur in der Gastrulawandblase zu erkennen (Fig. 10, *B*). An dieser letzteren tritt schliesslich der Wimperring (oder eine ihm entsprechende Bildung) als Epithelverdickung auf. Die Entwicklung der

Lithiumlarve geht in der Weise vor sich, dass eine anfangs normal scheinende Blastula sich in die Länge streckt und durch Einschnürung in die genannten zwei Abschnitte (Gastrulawandabschnitt und Urdarmabschnitt) theilt. Die Deutung der betreffenden Abschnitte wird durch Formen, in denen der Urdarmabschnitt der Gestalt des umgestülpten Urdarmes ähnlich ist, und andere, in denen der Umstülpungsprocess ein incompleter ist, gesichert.

Bezüglich der Wirkungsweise der genannten Lithiumsalze hebt Herbst zunächst hervor, dass die von ihnen hervorgebrachten morphologischen Veränderungen nicht von den in den Salzen enthaltenen Säuren abhängen, sondern nur von der Natur des mit ihnen verbundenen Metalls, des Lithiums. Die fünf Salze brachten dieselben Veränderungen der Larven hervor. Sie unterschieden sich nur bezüglich der Stärke ihrer Wirkungen, und zwar verhielten sich die

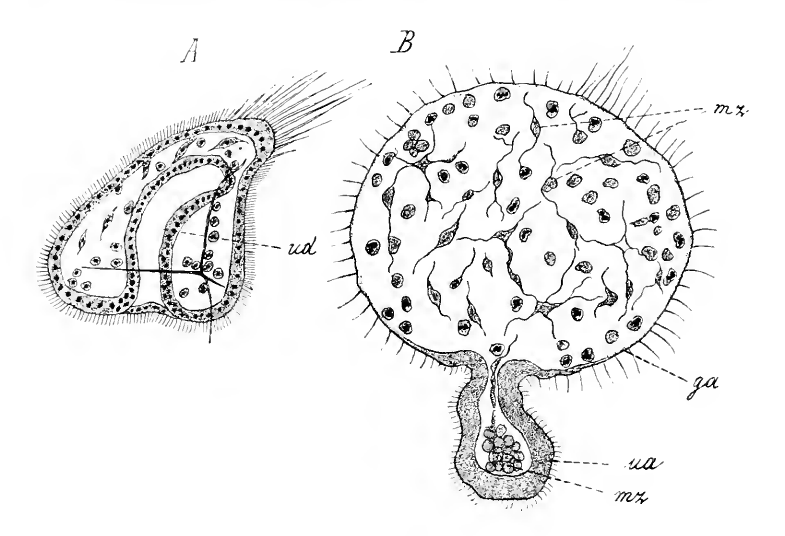


Fig. 12. *A* Normale Gastrula von Echinus microtuberculatus, *B* Exogastrula von Sphaerechinus granularis aus einer Lithiumcultur (nach Herbst). *ga* Gastrulawandabschnitt, *mz* Mesenchymzellen, *ua* Urdarmabschnitt, *ud* Urdarm.

Wirkungsstärken der vier einbasischen Lithiumsalze umgekehrt wie ihre Moleculargewichte, d. h. die Wirkungsstärke der genannten Salze ist abhängig von der Anzahl der Salzmoleküle, welche in demselben Volumen der Lösung enthalten sind.

Was nun die Ursachen der durch die Einwirkung von Salzlösungen auf Seeigeleier erzielten Abänderungen des Entwicklungsganges betrifft, so glaubt Herbst dieselbe in dem Wasseranziehungsvermögen der untersuchten Salze oder — was dasselbe ist — in dem osmotischen Druck suchen zu sollen, den dieselben in ihren Lösungen ausüben. Herbst schliesst diess besonders aus der Uebereinstimmung, in der sich seine Befunde mit den von De Vries an Pflanzenzellen gefundenen Gesetzen befinden, welcher fand, dass von Stoffen ähnlicher chemischer Natur solche Lösungen nicht nur mit dem Zellsaft, sondern auch unter sich isotonisch sind (d. h. den gleichen osmotischen Druck besitzen), welche in gleichen Räumen gleich viele Moleküle enthalten.

Die Wirkung der Salze auf die Echinodermeneier beruht somit nach HERBST auf einer Veränderung des osmotischen Druckes des umgebenden Mediums. HERBST macht ausdrücklich darauf aufmerksam, dass er sich die Ausstülpung des Darmes der Lithiumlarven nicht als eine Folge eines etwa im Inneren des Blastocoels erzeugten Ueberdruckes vorstellt, sondern der osmotische Druck wirkt als Reiz auf die Zellen des Larvenkörpers, so dass dessen Wachsthumsvorgänge in andere Bahnen gelenkt werden.

Was nun die Erklärung der Kaliumgestalt der Larven anbelangt, so glaubt HERBST dieselbe auf eine Erhöhung des osmotischen Druckes des umgebenden Mediums, also auf wasserentziehende Wirkung zurückführen zu sollen. Durch Wasserentziehung werden die Kalknadelbildungszellen in der Weise beeinflusst, dass eine Störung der chemischen Processe, welche zur Abscheidung des Kalkes führen, resultirt. Diese Erklärung wendet sich natürlich nur an jene Kaliumlarven, welche durch Zusatz von Kaliumsalzen erzielt wurden, jedoch nicht an jene Formen, die durch Entziehung des Kalkes (POUCHET und CHABRY) erzeugt wurden.

In einer späteren Mittheilung hat HERBST einzelne seiner Angaben über die Lithiumlarven näher präcisirt. Bei Züchtung in schwächeren Lösungen erhält man Larven, welche sich von der normalen Gastrula nur dadurch unterscheiden, dass die Urdarmanlage nach aussen umgestülpt ist. (Exogastrula, Fig. 12 *B*.) Der Urdarm der Exogastrula unterscheidet sich von dem Ento-Urdarm einer normalen Gastrula höchstens durch die grössere Dicke seiner Wandung. Bei Züchtung in stärkeren Lösungen wird der umgestülpte Urdarm im Verhältniss zu dem übrigen Körper der Larve immer grösser. Es kommt zur Ausbildung der typischen Lithiumlarve (Fig. 10 *B*). Die Blastulae (Fig. 9 *A*) sind durch eine eigenthümlich vacuolige Beschaffenheit der Innenparthien ihrer Zellen ausgezeichnet, welche sich an den Zellen des vegetativen Poles zuerst verliert. Die Blastula wird immer grösser und streckt sich. Wir können in ihrer Wand einen noch mit Vacuolen versehenen Abschnitt (Ectoderm) von einem Bezirk unterscheiden, dessen Zellen der Vacuolen entbehren und die histologischen Charactere des Entoderms aufweisen. Entsprechend dieser Sonderung tritt später die Abschnürung des Gastrulawandabschnittes von dem Urdarmabschnitt auf. Beide Abschnitte zeigen sehr verschiedene relative Grösse. Es kommt vor, dass der Gastrulawandabschnitt der Larve kleiner ist als der Urdarmabschnitt (vgl. Fig. 11); ja, er kann sich zu einem unbedeutenden Anhange verkleinern und sogar vollständig verschwinden (Holoentoblastia). Solche Larven der letzteren Kategorie bestehen nach der Auffassung von HERBST nur mehr aus dem Urdarmabschnitt. Während normaler Weise nur ein beschränkter Zellbezirk des vegetativen Poles zur Bildung des Urdarmes verwendet wird, wurden unter dem Einflusse der Lithiumsalze immer mehr und mehr Zellen des Blastoderms in die entodermbildende Sphäre einbezogen, bis schliesslich im extremsten Falle (Holoentoblastia) aus dem ganzen Blastoderm (vom Mesenchym abgesehen) nur Entoderm gebildet wird.

Weitere Untersuchungen beziehen sich auf die Nachwirkung eines vorübergehenden Aufenthaltes in einer Lithiumlösung. Eier, welche auf dem Blastulastadium der Lithiumcultur entnommen und in reines Seewasser gebracht wurden, entwickelten sich zu typischen Lithiumlarven. Bei kürzerer Vorbehandlung mit Lithium war die Tendenz, den normalen

Entwicklungstypus einzuhalten, eine grössere. Der Entwicklungsmodus ist demnach von dem Stadium abhängig, welches die Eier in der Lithiumlösung erreicht haben. Wenn man umgekehrt Seeigeleier zunächst in reinem Seewasser züchtet und erst in jenem Stadium, in welchem die Blastulae die Eihülle verlassen, in Lithiumlösung bringt, so wird nicht die Bahn der typischen Lithiumentwicklung eingeschlagen. Es ist eine Neigung vorhanden, dem normalen Entwicklungstypus zu folgen (es bilden sich Entogastrulae), aber die Larven zeigen sich in ihrer Entwicklung auf andere Weise geschädigt. Es ergibt sich, dass Blastulae, welche man aus Seewasser in Lithiumlösung versetzt, um so geringere Neigung haben, den Lithiumgang einzuschlagen, je älter sie sind. Die morphologischen Wirkungen des Lithiums machen sich um so weniger geltend, je weiter die Eier bereits in der normalen Entwicklung gekommen sind. Wurden die Eier in unbefruchtetem Zustande der Einwirkung des Lithiums unterworfen und dann in reinem Seewasser befruchtet und gezogen, so entwickelten sie normale Plutei. Das Vorhandensein oder Fehlen der Eihülle war auf die Entwicklung der Lithiumlarven von keinem Einfluss. Es scheint, dass die Eihülle für Lithiumsalze durchlässig ist.

Bei Larven, welche durch einen vorübergehenden Aufenthalt in Lithiumlösungen nur verhältnissmässig wenig afficirt worden waren, die sich aber doch zu Exogastrulae entwickelt hatten, kam es häufig zur Bildung eines abnormen Kalkgerüstes. Es wurden Kalkspicula nicht nur im Gastrulawandabschnitt, sondern auch im Urdarmabschnitt angelegt. Schliesslich kam es vielfach zum Auswachsen von Armen, welche an Stellen des Gastrulawandabschnittes gebildet wurden, an denen normaler Weise niemals eine Armbildung producirt worden wäre.

Es sei noch erwähnt, dass man in Kalium- und Lithiumculturen eine Erscheinung beobachten kann, die normaler Weise nie zu Stande kommt, nämlich die Verschmelzung und Verwachsung zweier oder mehrerer Blastulae, durch welche sodann Doppel- und Mehrfachbildungen (Larven mit zwei und mehr Darmkanälen etc.) resultiren. Uebereinstimmende Beobachtungen liegen auch von Morgan vor. Derartige Mehrfachbildungen hatte Fol auf Polyspermie zurückgeführt. Aehnliche Doppelbildungen wurden von Lacaze-Duthiers bei Philine beobachtet. Bei Mitrocoma Annae verschmelzen nach Metschnikoff normaler Weise mehrere Blastulae zur Bildung eines einzigen Individuums. Es erinnern diese Vorkommnisse an die von Sala, Zoja und Zur Strassen studirte Bildung von Rieseneiern bei Ascaris durch Zusammenfliessen, ferner an das von Korschelt beobachtete Verschmelzen von Eiern und Furchungsstadien von Ophryotrocha nach zu lange dauerndem Aufenthalte im mütterlichen Körper. Näheres hierüber siehe unten in dem Capitel „Ueber embryonale Transplantationen“.

In anderen Fällen zerfällt bei Furchungsstadien, die irgendwie geschädigt sind, ein Theil der Blastomeren zu einer granulösen Masse, während die überlebenden Blastomeren sich zur Bildung einer Zwergblastula anordnen, aus denen sich entsprechende Zwerglarven entwickeln.

Es verdient erwähnt zu werden, dass Herbst in einzelnen Fällen bei Zuchten in magnesiumfreien oder in schwefelfreien Salzlösungen Larven mit Neigung zur Ausbildung der Lithiumgestalt erhielt, was auf eine specifische Beanlagung des verwendeten Eimaterials zurückzuführen ist. Immerhin schliesst Herbst aus diesen Beobachtungen mit Recht, „dass die Lithiumentwicklungsweise durch gar keine directe chemische Wirkung des Lithiums selbst auf die Eier veranlasst wird, sondern einer ganz in-

directen Wirkung dieses Metalls den Ursprung verdankt, die sich unter bestimmten Bedingungen auch mit anderen Mitteln erzielen lässt".

Aehnliche Versuche wurden auch an Amphibieneiern (zuerst von RAUBER) angestellt. MORGAN beobachtete, dass Froscheier, wenn sie auf dem Keimblasenstadium in Kochsalzlösungen (3 gr auf 500 ccm gewöhnlichen Wassers) gebracht wurden, einen noch in späteren Entwicklungsstadien weit geöffneten Blastoporus erkennen liessen.

Ausgedehntere Untersuchungen dieser Art hat O. HERTWIG an Froscheiern angestellt. Er setzte sie eine halbe Stunde nach der Befruchtung in Kochsalzlösungen von 0,5—1 %. Es liessen sich mannigfache Störungen des Entwicklungsablaufes beobachten, welche im Allgemeinen auf Hemmungsbildungen zurückzuführen sind. Ueberhaupt war die Entwicklung der Salzeier im Ganzen eine verzögerte. Der Furchungstypus war in einer Weise beeinflusst, die zu den Verhältnissen der meroblastischen Eier hinüberleitete. Stärkere Lösungen verhinderten das Durchschneiden der Furchen (Fig. 13 *A*). Es kam dann zur Ausbildung von Stadien, deren Oberfläche eingekerbt erschien, während im Inneren zahlreiche Furchungskerne zu beobachten waren. Bei Einfluss schwächerer Lösungen war die Furchung allerdings eine totale, aber es zeigten sich besonders die Blastomeren der vegetativen Hälfte in der Durchfurchung behindert, so dass der Grössenunterschied der Zellen der animalen und vegetativen Hälfte ein beträchtlicherer war als in der Norm (Fig. 13 *B*). Auch an diesen grossen Blastomeren der vegetativen Hälfte konnte man im Inneren mehrfache Furchungskerne beobachten. Mit diesen Behinderungen der Entwicklung der dotterreichen Hälfte hängt es zusammen, dass auch der Verschluss des Blastoporus wesentlich verzögert war. Er erschien an Embryonen, die bereits die Medullarwülste gebildet hatten, ja, an denen das Medullarrohr schon verschlossen war, noch weit geöffnet (Fig. 14). Diese Stadien forderten direct zu einem Vergleich mit meroblastischen Fischeiern heraus. Von besonderem Interesse war eine Hemmung der Entwicklung im Bereiche der Hirnanlage, die bei Rana fusca zu beobachten war. Hier wurde zwar im Rückenmarkstheil das Medullarrohr durch Verwachsung der Medullarwülste geschlossen, aber im Bereiche der Hirnanlage unterblieb diese Verwachsung (Fig. 15), während gleichzeitig die vordere und hintere Hälfte (prächordale und suprachordale Hälfte) derart gegen einander abgeknickt erschienen, dass sie fast einen rechten Winkel mit einander bildeten. Im weiteren Verlaufe müsste aus solchen Embryonen eine Missbildung hervorgehen, welcher der grösste Theil des Schädeldaches fehlen würde. Solche Missbildungen werden in der menschlichen Teratologie als Anencephalie und Hemicranie bezeichnet, und auch für diese Fälle ist eine der oben erwähnten ähnliche Abknickung der Schädelbasis beobachtet worden.

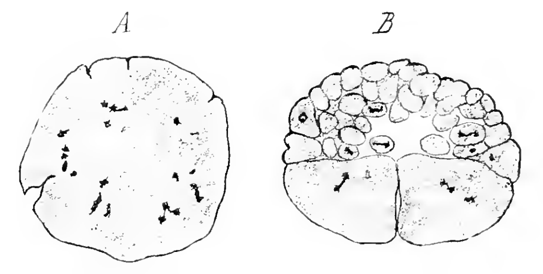


Fig. 13. Furchungsstadien, von Rana in Kochsalzlösung gezüchtet (nach O. HERTWIG).

An Axolotleiern, welche erst in späteren Furchungsstadien in Kochsalzlösungen gebracht wurden, beobachtete O. HERTWIG normale Gastrulation und keine Behinderung im Verschlusse des Blastoporus. Dagegen waren die Störungen in der Ausbildung des Centralnerven-

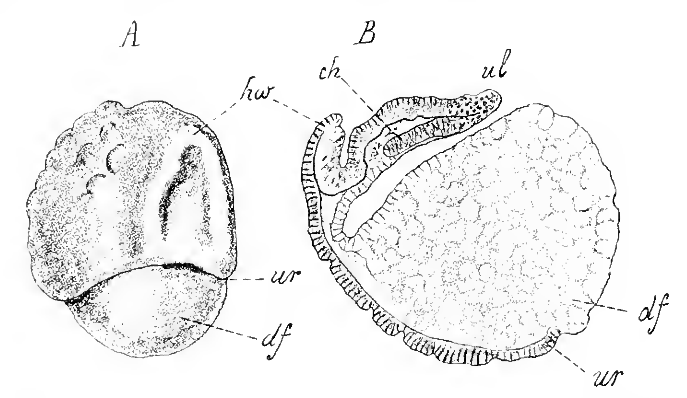


Fig. 14. Embryonen von Rana, in Kochsalzlösung gezüchtet. (Nach O. HERTWIG.) *A* Oberflächenansicht, *B* Medianschnitt.
ch Chorda, *df* Dotterfeld, *hw* Hirnwulst, *ul* Urmundlippe, *ur* Urmundrand.

systems ähnliche wie bei den Fröschen, nur mit dem Unterschiede, dass die Störung in Bezug auf die Verwachsung der Medullarwülste hier nicht bloss im Bereiche der Hirnanlage, sondern auch im Rückenmarksgebiete zu beobachten war.

Hier schliessen sich die Untersuchungen von GURWITSCH an, welcher die Einwirkung verschiedener Halogensalze (BrNa, LiCl,

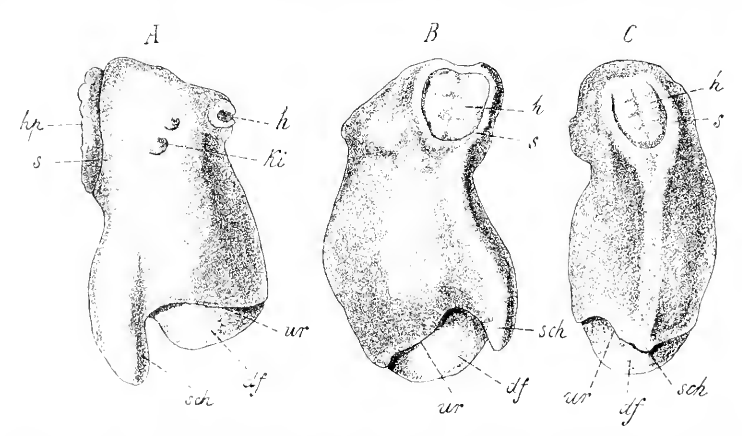


Fig. 15. *A*, *B*, *C*. Drei Kochsalz-Embryonen von Rana fusca (nach O. HERTWIG). *df* Dotterfeld, *h* Haftnapf, *hp* Hirnplatte, *ki* Kiemen, *s* Saum des Hornblatts, *sch* Schwanz, *ur* Urmundrand.

NaI), sowie von Strychnin, Koffeïn, Nicotin, Glycose und Pepton auf die Eier von Rana fusca und Rana vulgaris untersuchte. GURWITSCH kam hierbei zu dem Resultate, dass die verschiedenen Stoffe auf die Eier eine „einigermaassen specifische“ Wirkung aus-

üben; so schlossen sich beispielsweise die Halogensalze in ihrer Wirkung dem von HERTWIG untersuchten ClNa an, jedoch lieferte BrNa nur die abnormen Erscheinungen am Medullarrohre, während wieder bei LiCl die Bildungen des Urmundes und Urdarmes in der für die Salzembryonen characteristischen Weise modificirt waren.

Das Lithiumchlorid, welches weitaus die interessantesten Resultate ergab, wirkte je nach den Graden der Concentration in verschiedener Weise ein. Am bemerkenswerthesten waren die in einer 0,5 %igen Lösung erzogenen Lithiongastrulae (Fig. 16). Hier wurde die Gastrulation durch eine im Aequator des Eis sich rasch ausbildende, ringförmige Einschnürung eingeleitet, welche häufig vollständig im Bereiche der dunkel pigmentirten Zellen lag. Die Vertiefung der so entstandenen Ringfurche kam anscheinend durch einen auf die Zellen der zunächstliegenden Entodermparthie (actives Entoderm) ausgeübten Zug nach innen zu Stande, während die untere, aus grösseren Zellen zusammengesetzte Entodermparthie (passives Entoderm) einer allmählichen Degeneration oder Necrose anheimfiel. Diese Lithiongastrulae waren vollständig radiärsymmetrisch; man konnte an ihnen keinen ventralen und dorsalen Abschnitt unterscheiden. GURWITSCH verwerthete die an diesen Stadien gemachten Beobachtungen hauptsächlich zur Beurtheilung des normalen Gastrulationsprocesses der Batrachier, indem er die Ursachen der Ausbildung des Urdarmlumens (durch Einstülpung oder durch Dehiscenz) behandelt und gegen das RABL-KEIBEL'sche Schema der Ableitung der Verhältnisse meroblastischer Eier, sowie gegen die sog. Concrescenztheorie Stellung nimmt —, Ausführungen, die uns hier nicht weiter zu beschäftigen haben.

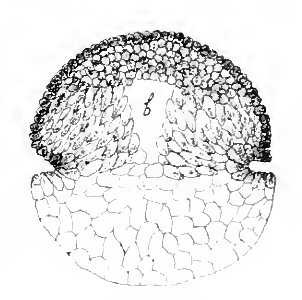


Fig. 16. Schnitt durch eine Lithiumgastrula von Bufo vulgaris (nach GURWITSCH).
b Blastulahöhle.

Durch Strychin (und ganz ähnlich wirkt Koffeïn) wurden Krötenembryonen erzielt, welche den von O. HERTWIG beschriebenen „Spinae bifidae" sehr ähnlich sahen; doch waren es in diesem Falle durch Aufquellung der Dottermassen erzeugte Berstungsproducte, während O. HERTWIG bekanntlich die „Spinae bifidae" als Hemmungsmissbildungen zu deuten suchte.

Nicotin in einer Lösung von 5 : 10 000 ergab nach einer anscheinend normalen Furchung Formen mit sehr breiter Urmundanlage und mit ausserordentlich vergrösserter Blastulahöhle, so dass das Dach der Blastula dementsprechend sehr verdünnt war. Obgleich diese Abnormitäten sich in späteren Stadien auszugleichen schienen, so wiesen doch auch spätere Nicotinembryonen gewisse Abweichungen von der Norm auf.

Glycose und Pepton üben eine sehr geringfügige und nicht sehr characteristische Einwirkung aus. Am ehesten wäre noch ein häufiger Nichtverschluss des Urmundes auf vorgerückten Stadien zu erwähnen.

GURWITSCH fasst die Wirkung der von ihm untersuchten Stoffe als eine toxische auf, durch welche das Plasma (vorwiegend des dotterreichen Theiles des Eis) im Allgemeinen geschwächt wird, während andere Erscheinungen sich als specifische Reizwirkung der einzelnen chemischen Stoffe auf gewisse Regionen darstellen.

Hier schliessen sich die Versuche von CHAS. B. WILSON an, welche

hauptsächlich desshalb von Interesse sind, weil der Verfasser vergleichend zu Werke ging, indem er den Einfluss von gewöhnlicher Salzlösung und von complicirten Gemischen (Ringer Solution) auf verschiedene Stadien der Entwicklung und auf Formen mit verschiedener Dauer des Entwicklungsablaufes studirte. Wilson experimentirte an Eiern von Amblystoma punctatum, Rana temporaria und Chorophilus triseriatus. Von diesen entwickelt sich Amblystoma sehr langsam, Rana etwas schneller und Chorophilus besonders rasch, so dass Amblystoma in 100 Tagen, Rana in 70 Tagen und Chorophilus in 30 Tagen die ausgebildete Form erreicht.

Wilson kam zu dem Ergebniss, dass der hemmende Einfluss, den die Salzlösungen auf die Entwicklung ausüben, je nach der Menge des vorhandenen activen Protoplasmas in den verschiedenen Embryonalzellen ein verschiedener ist. Die weniger activen Dotterzellen werden eher gehemmt als die pigmentirten Zellen (Bildungszellen. In Folge dessen werden alle Entwicklungsvorgänge im Bereiche der Dotterzellen stark verzögert.

„Die Wirkung der Salzlösung auf die Entwicklung hängt weder von dem absoluten Betrage an activem Protoplasma ab, welchen das Ei enthält, noch von dem relativen Betrage in Hinsicht auf die Grösse des Eis. Eher hängt sie ab von der relativen Menge, die in den animalen Zellen im Vergleiche mit den vegetativen enthalten ist, d. h. von der Relation zwischen activem Protoplasma und passivem Nährmaterial in den einzelnen Zellen,“ also mit anderen Worten von der Art der Vertheilung von Nahrungsdotter und Bildungsdotter im Eiraume.

Je schneller eine Species sich entwickelt, desto geringer ist der unmittelbare Effect des hemmenden Einflusses, desto schlimmer aber ist der Endeffect. Je grösser die Entwicklungsgeschwindigkeit, desto feiner ist die Reactionsfähigkeit.

Wenn z. B. Amblystoma-, Rana- und Chorophilus-Eier in Ringer Lösung aufgezogen wurden, so war bei Amblystoma sofort nach dem Einsetzen in die Lösung die Furchung unterbrochen. Es erfolgte ein länger dauernder Stillstand der Entwicklung, worauf dieselbe in sehr verzögerter Weise wieder aufgenommen wurde, aber zum Schlusse lebensfähige und anscheinend normale Larven lieferte. Bei Rana war der Stillstand der Entwicklung von geringerer Dauer und die Verzögerung geringer, aber die Embryonen gingen in grosser Menge zu Grunde. An den Chorophilus-Eiern war kein Entwicklungsstillstand zu bemerken, aber sie erreichten nicht einmal das Stadium des Verschlusses der Medullarrinne.

In Eiern derselben Species auf verschiedenen Stadien der Entwicklung ist die Wirkung der Lösung um so grösser, je vorgeschrittener die Entwicklung ist.

Es zeigte sich, dass Amphibieneier durch Angewöhnung, d. h. durch allmähliche Steigerung der Stärke der Lösung, die Fähigkeit erlangen können, in einer Salzlösung von einer Concentration zu leben, welche sonst von tödtlicher Wirkung ist.

Eine Erwähnung verdienen schliesslich auch die Versuche von Danilewsky, welcher einen das Wachsthum auffallend befördernden

Einfluss von Lecithinlösung in ausserordentlicher Verdünnung (1/15000) bei Froscheiern nachweisen konnte. In solcher Verdünnung kann Lecithin nicht als Nährstoff in Frage kommen. Es handelt sich vielleicht um einen die Assimilationsprocesse begünstigenden Einfluss dieses Stoffes.

Wir erwähnen hier nur kurz die Resultate, zu denen SCHIMKEWITSCH bezüglich der Entwicklung von Cephalopoden-(Loligo-) Eiern in verschiedenartigen Lösungen geführt wurde. Wenn es schon bei den Amphibien schwer, ja fast unmöglich erscheint, aus dem Kreis der beobachteten Thatsachen zu Vorstellungen allgemeinerer Natur vorzudringen, so gilt dies hier noch in erhöhtem Maasse. Es wurden die verschiedenartigsten Missbildungen beobachtet, die sich in äquatorialen Einschnürungen der Eier, Extraovatbildungen am unteren Pole, Hemmungen der Ausbreitung der Keimscheibe, Vergrösserung und teloblastischer Vermehrungsweise der Ectodermzellen am Keimscheibenrande, verändertem Bildungstypus der Schalendrüse und Degenerationserscheinungen der verschiedensten Art kund gaben. Es schien hierbei die chemische Natur des einwirkenden Mediums für das Auftreten der Missbildungen von geringerer Bedeutung zu sein als ihr osmotischer Einfluss, da chemisch sehr verschiedene Stoffe die gleichen Missbildungen hervorzurufen im Stande waren. SCHIMKEWITSCH recurrirt daher bei der Erklärung dieser Erscheinungen auch mehr auf Druck- und Spannungsdifferenzen im Bereiche der Eimasse. Erwähnung verdient noch die interessante, aber nicht ganz sichergestellte Mittheilung, dass unter dem Einflusse von Lithiumsalzen die Otocysten-Anlage statt nach innen nach aussen vorgestülpt zu werden scheint.

Zusammenfassend können wir sagen, dass Eier, die sich im Wasser entwickeln, aus dem umgebenden Medium ausser Sauerstoff noch andere Substanzen aufnehmen, deren sie zu ihrer Entwicklung bedürfen, und dass es möglich ist, durch Veränderung der chemischen Bedingungen der Entwicklung dieselbe in specifischer Weise zu beeinflussen. Welche Veränderungen im Chemismus der Zelle hierbei vor sich gehen, sind wir nicht in der Lage zu bestimmen. In so weit es sich — wie dies vielfach der Fall zu sein scheint — um Entwicklungshemmungen handelt, dürften wohl destructive oder toxische Einwirkungen zu vermuthen sein. Es ist zu erwähnen, dass nicht alle Zellen oder Theile des Embryos in gleicher Weise reagiren, und dass auch die Empfindlichkeit gegen abnorme chemische Einflüsse zu verschiedenen Zeiten der Entwicklung eine verschiedene ist, sowie dass eine allmähliche Angewöhnung an die Wirkung dieser toxischen Substanzen beobachtet werden konnte.

Dass mit den Veränderungen, die durch diese Versuche im Chemismus der Zellen gesetzt werden, vielfach auch Veränderungen der osmotischen Verhältnisse einhergehen, so dass es oft schwer ist, die Wirkungsweisen beider Richtungen aus einander zu halten, sei hier nur erwähnt. Wir haben auf diese Verhältnisse bei Besprechung der Lithiumversuche im Anschlusse an HERBST zu recurriren gehabt und werden auf dieselben noch in einem späteren Abschnitte zurückkommen.

Anhang.

Ueber die Beeinflussung des Befruchtungs- und Theilungsvorganges der Echinideneier durch Einwirkungen toxischer Substanzen.

In erster Linie sind hier anzuführen die Versuche der Brüder HERTWIG über den Einfluss chemischer Eingriffe auf den Ablauf der Befruchtungs- und ersten Entwicklungsvorgänge am Seeigelei. Schon längeres Liegen der Eier im Meerwasser vor der Befruchtung ruft eine Schwächung des Eimaterials hervor, durch welche Bastardbefruchtung, sowie das Eintreten von Polyspermie erleichtert wird. Weitere Versuche wurden sodann mit Chloroform und vor Allem mit Chloralhydrat, Morphium hydrochloricum, Cocaïn, Strychninum nitricum, Chininum sulfuricum und Nicotin angestellt, und zwar derart, dass entweder die Eier oder die Samenfäden vor der Befruchtung oder erst die befruchteten Eier der Einwirkung der genannten Reagentien in verschiedener Stärke und verschiedener Zeitdauer ausgesetzt wurden. Sämmtliche der genannten Reagentien bewirken bei einer gewissen Stärke der Einwirkung auf unbefruchtete Eier eine Schwächung derselben, in deren Folge Polyspermie auftritt. In anderer Hinsicht, und zwar in Bezug 1. auf die Bewegung der Spermatozoen, 2. die Bildung der Befruchtungshügel, 3. die Theilung der Eier, 4. die karyokinetischen Vorgänge und 5. die Plasmastrahlung, verhalten sie sich verschieden, indem Chinin und Chloral auf der einen Seite stehen, Nicotin und Strychnin auf der anderen, während Morphium eine mittlere Stellung einnimmt.

1. Chinin und Chloral üben auf die Bewegungen der Spermatozoen einen lähmenden Einfluss aus, so dass dieselben vollkommen zum Stillstande kommen können, ohne dass die übrigen (vor Allem die befruchtenden) Fähigkeiten des Samens in erkennbarer Weise beeinflusst werden. Wenn die Spermatozoen durch Aufenthalt in reinem Meerwasser sich wieder erholt haben, so geht die Befruchtung in normaler Weise vor sich. Morphium dagegen und mittelstarke Lösungen von Strychnin und Nicotin üben keinen erkennbaren Einfluss auf die Spermatozoen aus.

2. Die Befruchtungshügel werden durch die Einwirkung von Chinin und Chloral verkleinert, durch Strychnin und Nicotin vergrössert, während Morphium anscheinend keinen Einfluss ausübt.

3. Die Theilung der Eier wird durch Morphium, Strychnin und Nicotin nicht merkbar beeinflusst, während Chloral und Chinin die Theilungsfähigkeit des Eis lähmen. Die Theilung ist hier verlangsamt und kann völlig zum Stillstand kommen. Häufig ist auch eine Nachwirkung der genannten Reagentien zu beobachten, indem das Ei seine normale Theilungsfähigkeit überhaupt nicht wieder erlangt, sondern zur sog. Knospenfurchung (Barockfurchung, BORN) schreitet, was darauf hindeutet, dass die Centrosomen nur mehr die Fähigkeit zur Beherrschung kleinerer Dotterbezirke besitzen.

4. Die Kerntheilungen werden durch Chinin und Chloral in der Weise beeinflusst, dass die Kernspindeln rückgebildet werden und die Kerne zur Bläschenform zurückkehren.

5. Die Plasmastrahlungen werden durch Chinin und Chloral ab-

geschwächt und oft gänzlich unterdrückt, durch Nicotin und Strychnin gesteigert, während Morphium sich indifferent verhält. Nach Auswaschen der Chinin- und Chlorallösungen traten die unterdrückten Strahlungen wieder auf, und zwar bei Chinin in verstärktem Maasse, während sie bei Chloraleinwirkung nie die normale Stärke erreichten, so dass diese beiden Lösungen sich hinsichtlich ihrer Nachwirkung unterschieden.

Es ist zu erwähnen, dass durch derartige chemische Einwirkungen vielfach der Chemismus der Eizelle abgeändert wird. Chinin- und Morphiumlösungen bewirken eine Auflösung des braunen Pigmentes; in Nicotinlösungen werden die Eier körnig und trübe, im Dotter bilden sich nach Chininbehandlung grössere oder kleinere fettähnliche Tropfen. Vielfach ist die Ausscheidung von Gallertmasse in die Furchungshöhle beeinflusst, so dass sich gallertarme, im Inneren mit Körnchen erfüllte sog. Stereoblastulae bilden.

Die hauptsächlichste Erscheinung an Seeigeleiern, welche vor der Befruchtung der Einwirkung der oben genannten Lösungen ausgesetzt wurden, ist das Auftreten der Polyspermie. Die genannten Agentien wirken also verändernd auf diejenigen Mechanismen der Eizelle, durch die normale monosperme Befruchtung gesichert wird. Wir dürfen annehmen, dass dies dadurch geschieht, dass das befruchtende Spermatozoon das Ei zur Ausscheidung einer für weiter hinzutretende Spermatozoen undurchdringlichen Dotterhaut anregt. Die Ausscheidung einer derartigen Dotterhaut kann auch durch andere Reize bewirkt werden, z. B. durch Meerwasser, welches mit Chloroform geschüttelt worden war. Solche mit Dotterhaut versehenen Eier können später nicht mehr befruchtet werden.

Die Thatsache, dass auch bei polysperm befruchteten Eiern schliesslich eine Dotterhaut abgeschieden wird, scheint dafür zu sprechen, dass die secretorische Fähigkeit des Eis keine Einbusse erlitten hat; dagegen wurde die Reizempfindlichkeit desselben herabgesetzt, so dass jetzt erst der durch das Eindringen mehrerer Spermatozoen gesetzte Reiz genügt, um die Secretion der Dottermembran hervorzurufen.

Andere Thatsachen sprechen dafür, dass auch dem Protoplasma des Eis eine die Spermatozoen abweisende Kraft zukomme. Nach Morphiumbehandlung wurden im Zwischenraum zwischen Dotterhaut und Eioberfläche Spermatozoen beobachtet, welche nicht in's Ei eindrangen. Auch bei Bastardirungen macht sich eine die Spermatozoen abweisende Kraft bemerkbar.

Die weitere Entwicklung solcher polysperm befruchteter Eier ist eine verschiedene je nach der Zahl der Spermakerne, welche mit dem Eikern verschmelzen. Verbindet sich nur ein Spermakern mit dem Eikern, so geht hieraus eine normale Furchungsspindel hervor. Gleichzeitig wandeln sich aber auch die übrigen in's Ei eingedrungenen Spermatozoen entsprechend weiter um, indem sie sich zur mitotischen Theilung anschicken. Zunächst wird an jedem dieser Kerne die Strahlung verdoppelt (Spermaamphiaster, vgl. Fig. 19 *A*), und dann bildet sich zwischen den beiden Polen eine normale Spindel aus. Die sämmtlichen aus der Theilung des Furchungskerns und der Spermakerne hervorgegangenen Furchungskerne werden bei der nun folgenden Furchung zu Mittelpunkten von Blastomeren.

Wenn sich zwei Spermakerne mit dem Eikern verbinden, so entstehen vier Strahlungen, welche wir nach BOVERI und WILSON and MATHEWS von den beiden Spermasteren der Spermakerne ableiten müssen, während die Strahlung des Eikernes zu Grunde gegangen ist. Zwischen diesen vier Strahlungen entwickeln sich vier Spindeln

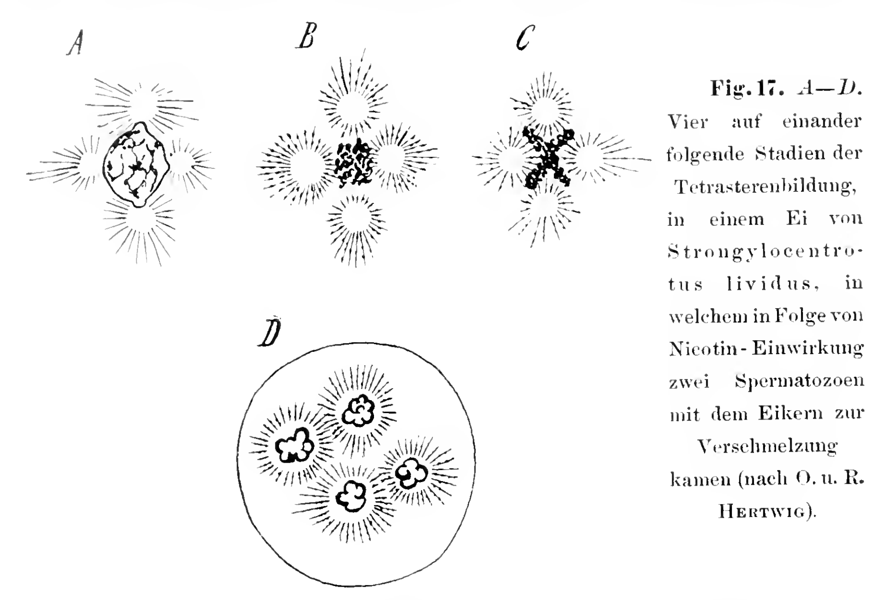


Fig. 17. *A—D.* Vier auf einander folgende Stadien der Tetrasterenbildung, in einem Ei von Strongylocentrotus lividus, in welchem in Folge von Nicotin-Einwirkung zwei Spermatozoen mit dem Eikern zur Verschmelzung kamen (nach O. u. R. HERTWIG).

(Tetraster). Die aus einander rückenden acht Tochterplatten concentriren sich an den vier Polen zu vier Furchungskernen (Fig. 17 *A—D*).

Verbinden sich mehr als zwei Samenkerne mit dem Eikern, so entstehen noch complicirtere Spindelaggregate (Fig. 18), indem sich

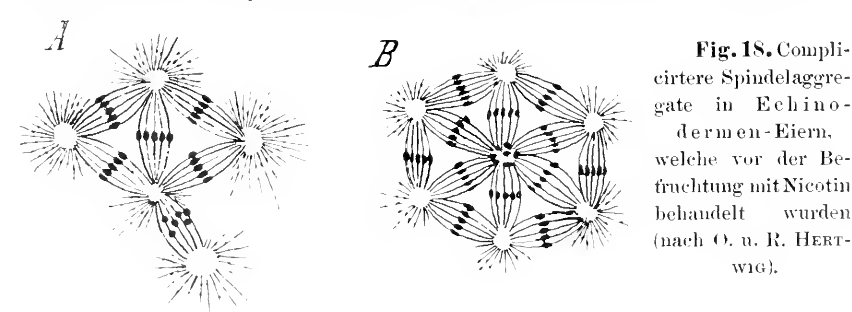


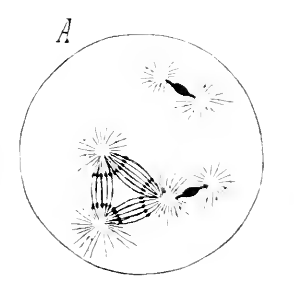
Fig. 18. Complicirtere Spindelaggregate in Echinodermen-Eiern, welche vor der Befruchtung mit Nicotin behandelt wurden (nach O. u. R. HERTWIG).

vermuthlich doppelt so viel Polstrahlungen ausbilden, als Spermakerne mit dem Eikern verschmolzen sind.

Auch in den letzterwähnten Fällen bilden sich diejenigen Spermakerne, welche den Anschluss an den Eikern nicht erreicht haben, zu selbstständigen Furchungsspindeln aus (Fig. 19 *A*). Letztere haben aber die Neigung, sich mit einem Pol an einen Pol des Tetrasters anzuschliessen oder sich unter einander zu vereinigen, wodurch die Complication der Spindelaggregate noch vermehrt wird.

In allen diesen Fällen resultirt nach der ersten Theilung eine grössere Anzahl von Furchungskernen im Dotter. Die nun auftretenden Furchen trennen succesive von dem Ei kleine, als Knospen erscheinende Zellen ab, bis schliesslich das ganze Ei in ein unregelmässiges Aggregat von grösseren und kleineren Blastomeren zertheilt ist (Barockfurchung nach Born, Knospenfurchung nach Hertwig, Fig. 19 *B*). Es können aus derartig gefurchten Eiern Blastulae entstehen, welche sich von normalen nur wenig unterscheiden. In anderen Fällen enthält das Blastocoel eine trübe, körnige Masse (Stereoblastulae, Hertwig). Diese können sich schliesslich zu Gastrulae und Plutei weiter entwickeln.

Die wichtigste Thatsache an den beschriebenen Erscheinungen ist jedenfalls die, dass auch jene Spermakerne, welche sich mit dem Eikern nicht vereinigt haben, an der weiteren Entwicklung des Embryos theilnehmen. Gerade wie in jenen Fällen, in denen durch Schütteln erzeugte Bruchstücke von Eiern, in denen kein Eikern vorhanden ist, durch den blossen Einfluss des vorhandenen Eiplasmas die eingedrungenen Samenkerne zu weiterer Entwicklung anregen (vgl. p. 78), so werden sie auch hier durch das Eiplasma zur Theilung an-



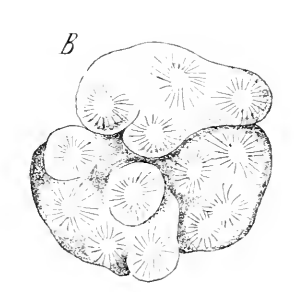


Fig. 19. Polysperm befruchtete Eier von Strongylocentrotus.
In *A* ein Triaster mit einem angegliederten Spermamphiaster und rechts oben ein isolirter Spermamphiaster. *B* Ei in Knospenfurchung.

geregt, und die hieraus resultirenden Kerne verhalten sich im weiteren Verlaufe wie gewöhnliche Furchungskerne. Insofern aus diesen Eiern ein einziger Pluteus hervorgeht, müssen regulatorische Einflüsse, welche das Ganze auf die einzelnen Theile ausübt, thätig sein, um diese ihrem Ursprunge nach disparaten Elemente zu einem einheitlichen Embryo zusammenzuschweissen.

Von Wichtigkeit sind auch jene Veränderungen, welche an normal befruchteten Eiern durch Einflüsse von Reagentien, die nach der Befruchtung einwirken, hervorgerufen werden. Hauptsächlich hervorzuheben ist hier der lähmende Einfluss der Chinin- und Chloralbehandlung auf die inneren Befruchtungsvorgänge. Man kann durch diese Mittel die Verschmelzung des Samenkerns mit dem Eikern verzögern oder vollständig verhindern. Dann gehen an beiden Kernen bestimmte und merkwürdige Veränderungen vor sich, welche an dem Ei- und Spermakern unter etwas verschiedenen Bildern ablaufen, aber in Hinsicht auf das Wesentliche der Processe sowie auf die Endresultate in Uebereinstimmung zu stehen scheinen.

Der Eikern, welcher anfangs als ein Bläschen (Fig. 20 *a*, *ek*) mit deutlichem Kerngerüst und meist erkennbaren Nucleolus sich darstellt, verliert seine Membran und zeigt ein Gewirr von achromatischen und chromatischen Fäden, von denen letztere vielfach als

U-förmige Schleifen erscheinen (Fig. 20 *b*). Bald werden diese Elemente zur sog. Fächerform angeordnet, bei der die achromatischen Fäden von einem einzigen Punkte ausstrahlen (Fig. 20 *c* und *d*), während die anderen Enden derselben von Chromosomen eingenommen sind. Indem — unbekannt, wie — noch drei Spindelpole hinzutreten (Fig. 20 *e*), wird die Figur in die sog. Pseudotetrasterform (Fig. 20 *f*) umgewandelt, bei welcher die Spindelfasern von vier Polen gegen einander strahlen, während die Mitte von den Chromosomen eingenommen erscheint.

Der Spermakern, welcher anfangs als ein ganz dichter chromatischer Klumpen erscheint (Fig. 20 *a*, *sp*), nimmt später eine Gestalt

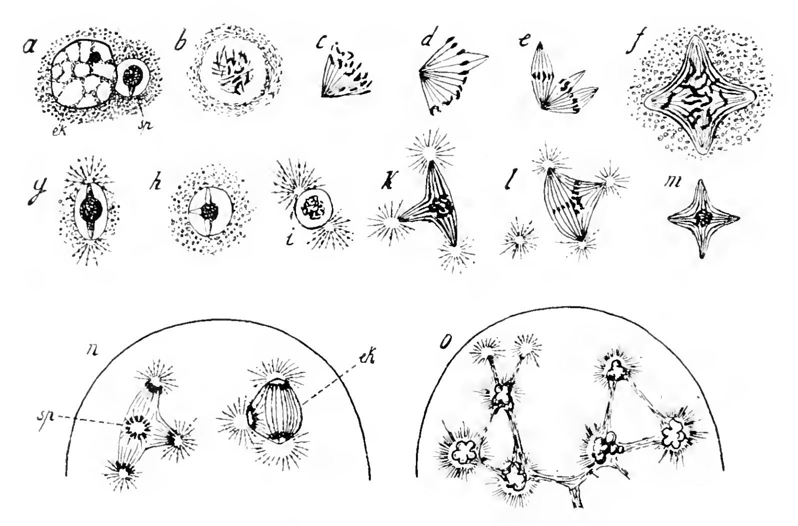


Fig. 20. Kernfiguren von Echiniden-Eiern, welche nach Vornahme der Befruchtung mit Chloral behandelt wurden (nach O. und R. Hertwig).

a Spermakern (*sp*) und Eikern (*ek*) zu Beginn der Umbildung.

b—*f* Umbildungsfiguren des Eikerns, darunter: *c* und *d* Fächerkerne, *f* Pseudotestraster.

g—*m* Umbildungsfiguren des Spermakerns, *m* Ordenssternfigur.

n Spermakern und Eikern im Stadium der Rosettenform.

o je drei Kernhaufen, in einer gemeinsamen dendritischen Figur eingebettet. Die Enden derselben sind mit Strahlung versehen.

an, welche an die gewisser Rhizopodenkerne (z. B. von Arcella) erinnert. Er ist durch Flüssigkeitsaufnahme zu einem Bläschen (Fig 20 *g*—*i*) geworden, in dessen Innerem ein dichter Fadenknäuel zu beobachten ist, der durch Verbindungsfäden mit der Kernmembran zusammenhängt. An demselben ist häufig nur eine Strahlung zu erkennen, manchmal zwei einander gegenüberliegende, und schliesslich beobachtet man vielfach drei Strahlungen. Diesen entsprechend ist der Kern dreieckig (Fig. 20 *k*), und seine achromatischen Fäden beginnen sich nach den drei Polen in regelmässigen Zügen zu orientiren. Dann tritt noch eine häufig in einiger Entfernung (Fig. 20 *l*) vom Kerne auftretende vierte Strahlensonne hinzu, wodurch der Kern in das Pseudotetraster-ähnliche Ordenssternstadium übergeführt wird (Fig. 20 *m*).

Die Unterschiede, welche sich zwischen dem Spermakern und dem Eikern bei der Hervorbildung des Pseudotetrasters erkennen lassen, scheinen darauf zurückzuführen zu sein, dass dem Spermakern anfangs eine viel compactere Massenanordnung zukommt.

Das nächste Stadium ist durch ein Auseinandertreten der Tochterplatten gekennzeichnet, welche sich an den vier Polen des Pseudotetrasters zu zierlichen Rosetten anordnen (Rosettenkerne, Fig. 20 *n*). Die derartig umgewandelten Geschlechtskerne verschmelzen nicht mit einander, sondern sie zerfallen je nach der Zahl ihrer Ecken schliesslich in einzelne, bläschenförmige Kerne, wobei aber die Kernelemente benachbarter Ecken mit einander zu verschmelzen scheinen, so dass meist weniger als vier Tochterkerne aus einem Pseudotetraster hervorgehen. Die so entstandenen Kerne erscheinen durch eine merkwürdige dendritische oder hirschgeweihförmige Figur im Protoplasma unter einander verbunden (Fig. 20 *o*).

Diese getrennten Kerne verschmelzen schliesslich wieder mit einander, so dass auf diese Weise Ei- und Spermakern neu reconstruirt erscheinen. Es scheint, dass die so entstandenen Kerne, ohne sich zu vereinigen, sich später unter Einschiebung einer Fächerform auf's Neue theilen, und dass sogar Knospenfurchung eingeleitet werden kann.

Ganz ähnliche Processe finden auch statt, wenn die Chloralbehandlung die Copulation der Geschlechtskerne nicht verhindert hat. Dann wandelt sich der erste Furchungskern in eine Pseudotetraster-ähnliche Figur um, welche aber häufig sechs bis acht Ecken aufweist, wobei merkwürdiger Weise die Plasmastrahlungen häufig weit vom Kern entfernt zu beobachten sind, und zerfällt in Tochterkerne, um sich schliesslich durch Vereinigung derselben wieder zu reconstruiren.

Hier handelt es sich demnach bereits um Chloraleinwirkung nach vollzogener Copulation der Geschlechtskerne und um Beeinflussung der ersten Furchungsspindel. An ihrer Stelle tritt eine vielpolige Kerntheilungsfigur auf, welche zur gleichzeitigen Entstehung mehrerer Kerne führt, die aber schliesslich nach dem Aufhören der Chloraleinwirkung wieder mit einander verschmelzen.

Etwas anders dagegen verlaufen die Erscheinungen, wenn die Chinin- oder Chloralbehandlung erst eine Stunde nach der Besamung vorgenommen wird, also zu einer Zeit, in welcher der erste Furchungskern sich bereits zur Theilung anschickt. Die Furchungsspindel wird sofort rückgebildet (Fig. 21 *A*). Die Strahlungen verschwinden, und der Kern nimmt wieder die Gestalt eines Bläschens an, in dessen Umgebung bald vier Attractionscentren (Strahlungen) zu beobachten sind (Fig. 21 *B*). Zwischen diesen Strahlungen treten sodann fünf Spindeln in der in Fig. 21 *C* angegebenen Configuration auf, an denen die Chromosomen sich in äquatorialer Lage anordnen. Es entstehen so gleichzeitig vier Furchungskerne, denen ein bald darauf erfolgender Zerfall des Plasmas in vier Blastomeren (die aber meist unvollständig gesondert bleiben) entspricht. Die vier Kerne theilen sich bald darauf nochmals, und so entstehen acht Blastomeren. Da dieselben unter einander zusammenhängen, so nimmt die Furchung in Folge der Plasmalähmung den Character der Knospenfurchung an. Aus derartigen Stadien entwickeln sich vielfach monströse Blastulae, von denen die meisten zu Grunde gehen. Das Eimaterial erweist sich dauernd geschädigt.

Die wichtigsten Erscheinungen bei dieser letzten Versuchsanordnung (Beeinflussung der ersten Furchungsspindel durch Chloral oder Chinin) sind:

1. Die erste Furchungsspindel wird rückgebildet. Der Kern kehrt zur Bläschenform zurück.

2. Es treten sodann vier Attractionssphären auf, und dementsprechend theilt sich der Kern gleichzeitig in vier Tochterkerne, welche sich im Weiteren wie Furchungskerne verhalten.

Als Erklärung für diese Erscheinung nehmen die Brüder HERTWIG an, dass durch Chinin und Chloral die karyokinetischen Processe gestört werden, während das Massenwachsthum des Kernes unbehindert fortgeht. Der Kern wächst derartig an, dass er an Masse vier Kernen gleichkommt, und er theilt sich dann sofort in diese vier Theile, wenn die lähmende Wirkung nachlässt. Hier werden dann gleichsam die erste und die zweite Theilung gleichzeitig nachgeholt.

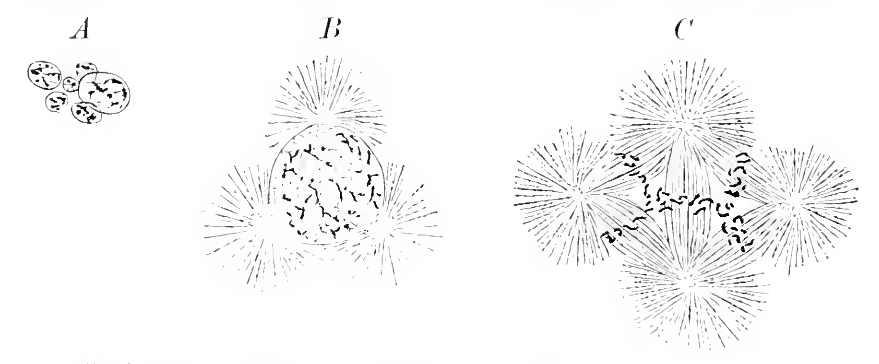


Fig. 21. Chinineinwirkung auf die Eier von Strongylocentrotus, 1½ Stunden nach der Befruchtung (nach O. und R. HERTWIG).

A Uebergang der Aequatorialplatte der ersten Furchungsspindel zur Form eines ruhenden Kerns.

B Um diesen ruhenden Kern treten vier Strahlungen auf, von denen im vorliegenden Falle nur drei zu sehen, eine verdeckt ist.

C Der Kern wird durch Vermittlung von fünf Spindeln getheilt.

Für diese Erklärung scheint uns eine gewisse Schwierigkeit darin zu liegen, dass bei unterdrückter Copulation jeder der beiden Geschlechtskerne sich unter Testrasterbildung theilt zu einer Zeit, in der wir nicht zur Annahme gezwungen sind, dass die Masse derselben sich auf das Vierfache vermehrt hat.

Ziehen wir das Resumé für die früher beschriebenen Versuche (Beeinflussung der inneren Befruchtungsvorgänge durch Chloral):

1. Die Vereinigung der beiden Geschlechtskerne unterbleibt.

2. Jeder dieser Kerne schickt sich zu selbstständiger Theilung an.

3. Diese Theilung ist eine abnorme unter dem Auftreten von meist vier Theilungspolen (Pseudotetraster). Es werden so viel Theilkerne gebildet, als Pole an den Theilungsstadien der Geschlechtskerne zu beobachten waren.

4. Die Theilproducte sind als solche nicht weiter entwicklungsfähig. Nach dem Aufhören der Chloralbehandlung verschmelzen sie untereinander, und es kommt zu einer Reconstruction der Geschlechtskerne.

Bezüglich der Ursachen der beobachteten Phenomene lässt sich Folgendes anführen:

Zu Punkt 1. Das Ausbleiben der Vereinigung der beiden Geschlechtskerne. Da Chloral auf das Protoplasma eine lähmende Wirkung ausübt (Lähmung der Spermatozoen vgl. oben p. 56. Rückbildung der Strahlungen, p. 56), so glauben die Brüder HERTWIG schliessen zu können, dass die normale Vereinigung der Geschlechtskerne auf eine Contractionserscheinung des Eiplasmas zurückzuführen ist, welche durch den Reiz des eingedrungenen Spermatozoons ausgelöst wird und zur Folge hat, dass die „im Plasma eingebetteten Körper (Ei und Spermakern) durch eine concentrische Bewegung nach einem und demselben Punkt transportirt werden“. „Die normale Erledigung der Befruchtung wird durch eine gesetzmässig verlaufende Contraction des Plasmas herbeigeführt, eine Contraction, welche Ei- und Spermakern im Mittelpunkt der Contractionsbewegung zusammentreibt.“

Da die Vereinigung der Geschlechtskerne auch dann unterbleibt, wenn sie bereits dicht an einander liegen, so muss in diesem Falle auch eine Lähmung der Kerne angenommen werden. Doch erscheint dieselbe nicht so langdauernd wie die des Plasmas.

Man hat die Vereinigung der beiden Geschlechtskerne wohl auch auf directe zwischen denselben bestehende Anziehungskräfte zurückgeführt. Gegen diese Ansicht spricht die Beobachtung, dass bei hochgradiger Polyspermie die Vereinigung auch nur eines Spermakernes mit dem Eikerne sehr häufig vollständig unterbleibt. Es scheint durch das Eindringen mehrerer Spermakerne eine Störung in jenen Mechanismen hervorgerufen zu werden, durch welche die Vereinigung der Geschlechtskerne bewerkstelligt wird.

Bei solchen polysperm befruchteten Eiern liegt der erste Furchungskern nicht, wie normal, im Centrum oder der Nähe des Eicentrums, sondern meist mehr excentrisch. Auch diese Thatsache deuten die Brüder HERTWIG dahin, dass in Folge zahlreicher Reizerreger eine Unregelmässigkeit in der Contractionsbewegung des Eiplasmas herbeigeführt wurde.

Bei Wärmeeinwirkung liegt selbst bei monosperm befruchteten Eiern die Furchungsspindel meist excentrisch, weil die Wärme auf die Contractilität des Plasmas einen lähmenden Einfluss ausübt (vgl. p. 20).

Die Fähigkeit des Eikernes, sich mit Spermakernen zu vereinigen, wird durch die erfolgte Copulation mit einem Spermakerne nicht aufgehoben. Die Beobachtungen an polysperm befruchteten Eiern lehren, dass der Eikern mit mehreren Spermakernen sich vereinigen kann.

Zu Punkt 2. Selbstständige Weiterentwicklung der getrennt bleibenden Geschlechtskerne. Wir wollen hier hauptsächlich den Spermakern in's Auge fassen. Verschiedene Beobachtungen ergeben, dass die blosse Vereinigung des Spermakerns mit dem Protoplasma der reifen Eizelle genügt, um denselben zu weiterer Entwicklung anzuregen. Wir haben oben (p. 57) gesehen, dass jene Spermatozoen in polysperm befruchteten Eiern, welche nicht mit dem Eikern verschmelzen, eine selbstständige Weiterentwicklung aufweisen. Dasselbe ist mit Spermakernen der Fall, welche in Bruchstücke, die durch

Schütteln von Eiern abgetrennt wurden und keinen Eikern enthalten, eindringen (vgl. oben p. 59).

Dagegen zeigten unreife Eier, welche noch das Keimbläschen erkennen liessen und zuerst besamt und sodann der Chloralwirkung ausgesetzt worden waren, regelmässig einen sehr hohen Grad von Polyspermie. Aber die eingedrungenen Spermatozoen sind noch nach Stunden gänzlich unverändert und üben auf das umgebende Plasma keinen die Strahlung erregenden Reiz aus. Bei einem Ei, welches im Begriffe stand, den ersten Richtungskörper zu bilden, zeigten sich in der Nähe der Spermakerne bereits Strahlungen; wenn der erste Richtungskörper bereits abgeschnürt ist, so nehmen die Spermakerne die Bläschenform an.

Aus diesen Versuchen scheint sich zu ergeben, dass durch die Umwandlungen des Eikerns während des Reifeprocesses eine Veränderung des Eiplasmas bewerkstelligt wird, und dass nur das Plasma des reifen Eis die Geschlechtskerne zu weiterer Entwicklung anzuregen vermag.

Zu Punkt 3. Ueber die Ursache, warum die beiden Geschlechtskerne nicht in gewöhnlicher Weise, sondern unter abnorm vermehrter Zahl der Pole sich theilen, können wir bisher noch nichts aussagen. Es genügt, darauf hinzuweisen, dass auch die Theilung des ersten Furchungskernes durch Chinin und Chloral in gleicher Weise beeinflusst wird (vgl. hierüber oben p. 61). Es würde sich hier vor Allem darum handeln, zu ermitteln, warum die Zahl der Attractionssphären eine verdoppelte ist, und woher die Attractionssphären um den weiblichen Pronucleus stammen, dessen Centrosoma normaler Weise ja zu Grunde geht. Boveri ist der Ansicht, „dass durch die Proceduren, denen die Eier bei den in Rede stehenden Hertwig'schen Versuchen unterworfen wurden, nicht allein eine selbstständige, sondern zugleich eine krankhafte Entwicklung bezw. anderer Zellbestandtheile hervorgerufen wird, und dass aus diesem letzteren Grunde eine normale Entwicklung unterbleibt.“ Nicht die selbstständige Entwicklung ist der Grund für die Entwicklung der eigenartigen pathologischen „Ordenssternfiguren“, sondern diese pathologischen Figuren sind direct durch die krankmachende Wirkung des Chinins oder Chlorals bedingt.

Zu Punkt 4. Auch hinsichtlich der Bedeutung der Thatsache, dass die Theilstücke der Kerne wieder mit einander verschmelzen und es zu einer Reconstruction der Geschlechtskerne kommt, sind wir noch ganz im Unklaren. Nach der simultanen Viertheilung des ersten Furchungskernes unter Chloraleinwirkung ist dies — wie wir gesehen haben — nicht der Fall. Die Brüder Hertwig sind in Folge dessen auch geneigt, für diese Erscheinung die Chloraleinwirkung nicht verantwortlich zu machen, sondern das Ausbleiben der Copulation. Eikern und Spermakerne seien Kerne mit unvollkommenen Eigenschaften. Mit Recht hat Boveri gegen diese Auffassung auf die Fälle hingewiesen, in denen die getrennten Geschlechtskerne sich zu einer normalen ersten Furchungsspindel entwickeln und weiterhin wahrscheinlich zu normaler Entwicklung führen können. So der Spermakern in kernlosen Eifragmenten und der weibliche Geschlechtskern in den von Boveri beschriebenen Fällen von partieller Befruchtung. Wir werden obiger Erklärung um so weniger zustimmen können, als ja, wie wir oben gesehen haben, in jenen Fällen, in denen die

Copulation durch Choral nicht verhindert wird, der erste Furchungskern einen ähnlichen Zerfall mit nachfolgender Reconstruction durchmacht. Diese Erscheinung unterbleibt an dem ersten Furchungskern erst dann, wenn die Chloraleinwirkung nicht zur Zeit der Copulation, sondern erst später im Hantelstadium einsetzt.

Es ist einleuchtend, dass die vorstehend referirte Versuchsreihe nach den verschiedensten Richtungen ausserordentlich bedeutungsvolle Ausblicke eröffnet. Wir haben noch die Resultate einiger Untersuchungen anzuschliessen, die gewissermaassen als Fortsetzung oder Ausgestaltung dieser Bestrebungen nach einer oder der anderen Richtung zu betrachten sind.

Einer gewissen Aufklärung schien das multiple Auftreten von Strahlungscentren zu bedürfen, welche da und dort anscheinend spontan und ohne nähere Beziehung zu einem Kern im Zellplasma erscheinen und oft erst nachträglich mit Spindelpolen in Verbindung treten. Hier schliessen sich die interessanten Versuche von Morgan über das Auftreten durch Einfluss von Salzlösungen künstlich erzeugter Astrosphären an. Schon Loeb und Normann hatten beobachtet, dass befruchtete Seeigeleier, die concentrirteren Salzlösungen ausgesetzt wurden, sich nicht weiter theilten. Die Concentration der Salzlösung sollte auf das Plasma einen hemmenden Einfluss ausüben. Dagegen sollte die Kerntheilung weiter vor sich gehen. Die genannten Autoren beobachteten am lebenden Eie helle Flecke, welche sie für Abkömmlinge des Furchungskerns hielten. Nachdem man die Eier in gewöhnliches Seewasser zurückgebracht hatte, theilten sich dieselben sodann sofort in eine grössere Zahl von Stücken. Diese Beobachtungen wurden in der Weise gedeutet, dass höhere Concentration des Seewassers zwar die Zelltheilung, aber nicht die Kerntheilung hemmt. Neuere Untersuchungen von Morgan über den Einfluss von Salzlösungen auf befruchtete und unbefruchtete Seeigeleier haben die Richtigkeit dieser Deutung wenigstens theilweise in Frage gestellt.

Morgan beobachtete, dass unbefruchtete Eier von A r b a c i a, welche er in Seewasser brachte, dem 1,5 % NaCl oder 3,5 % $MgCl_2$ zugesetzt waren, und die er dann in normales Seewasser zurückbrachte, sich theilen. Die Art der Theilung ist eine unregelmässige. Oefters kommt Zweitheilung vor, die dann durch das einseitige Einschneiden der Furche an die der Ctenophoren erinnert; vielfach tritt aber auch sofort multiple, der Knospenfurchung ähnliche Theilung auf. An gefärbten Schnitten konnte Morgan beobachten, dass der Kern — solange die Eier in der Salzlösung verweilen — ungetheilt erhalten bleibt. Er erscheint durch Plasmolyse geschrumpft und lässt in seinem Inneren die einzelnen Chromosomen erkennen. Dagegen sind im Zellplasma aus wolkigen Anhäufungen einer blau sich färbenden, dotterfreien Substanz (Cyanoplasma) zahlreiche Astrosphären entstanden, welche sich nach Zurückversetzung der Eier in reines Seewasser der Chromosomen bemächtigen und dieselben bei ihren Wanderungen im Eiraume vertheilen. Aus ihnen gehen schliesslich ruhende Kerne hervor, die sich später wieder mehrfach zu theilen vermögen, bei welchen späteren Theilungen die ursprünglich vorhandenen Astrosphären nur mehr eine geringe Rolle gegenüber den von Fall zu Fall auftretenden Kernspindeln zu spielen scheinen. Nach dem Eintritt in's Ruhestadium der Kerne kann die Dotterfurchung

erfolgen, und zwar zerfällt das Ei meist in so viel Stücke, als Kerne vorhanden sind, so dass die Dottertheilung von der Lage der Kerne abhängig ist, aber ohne Beziehung zur Zahl und Lage der Astrosphären erfolgt. Wenn man daraus (in Uebereinstimmung mit gewissen Beobachtungen Boveri's) den Schluss ziehen wollte, dass die Zelltheilung unter Betheiligung der Kerne, aber ohne Einfluss der Spindel oder der Astrosphären erfolgt, so ist auf eine gegentheilige Beobachtung von Ziegler (Furchung ohne Chromosomen) hinzuweisen. Es scheint, dass die Grösse der Zelle von der Grösse des Kerns (oder von der Zahl der in demselben enthaltenen Chromosomen) abhängig ist.

Wenn Morgan befruchtete Eier von Arbacia der Einwirkung derartiger Salzlösungen unterwarf, so zeigte sich eine Verlangsamung der Kern- und der Plasmatheilung. Die Kerntheilungen sind stets sehr unregelmässig und von der Norm abweichend. Es kann auch mehrfache Kerntheilung ohne darauffolgende Plasmatheilung vorkommen. Auch treten, wie bei den unbefruchteten Eiern, artificielle Astrosphären auf, welche in ähnlicher Weise wie dort an der Kerntheilung participiren. Werden solche Eier nachträglich in reines Seewasser gebracht, so tritt bald darauf Knospenfurchung ein. Morgan vermuthete, dass aus derartig abgefurchten befruchteten Eiern, ebenso wie aus den unbefruchteten, keine normalen Embryonen hervorgehen könnten.

Es sei erwähnt, dass nach Morgan ganz ähnliche künstliche Astrosphären auf dieselbe Weise auch bei Ascidien, bei Nereis, Cerebratulus und Sipunculus erzeugt werden können. Besonders verdienen die Beobachtungen an Cerebratulus-Eiern als merkwürdig hervorgehoben zu werden. Aehnliche Erscheinungen hatte auch Mead für Chaetopterus beschrieben.

Die Thatsache, dass das unbefruchtete Ei von Arbacia durch concentrirtere Salzlösungen zu Theilungen (wenn auch zu atypischen) angeregt wird, ist für die Theorie der Befruchtung von Bedeutung. Sie beweist, dass der Stimulus des eindringenden Spermatozoons auch durch andere Reize ersetzt werden kann. Schon früher hatte R. Hertwig den Nachweis geliefert, dass Seeigeleier durch sehr schwache Strychninlösungen oder einfach durch längeres Liegen in Seewasser zu Veränderungen angeregt werden können, welche den von Morgan unter Einfluss von Salzlösungen beobachteten in mancher Hinsicht ähnlich sind, und welche eine Kern- und Zelltheilung anbahnen. Auch Dewitz glaubte unbefruchtete Froscheier durch Sublimatlösungen zur Furchung angeregt zu haben, welche Beobachtung aber von Roux als auf einem Artefact beruhend (Aufreissen der oberflächlichen Plasmarinde) zurückgewiesen wurde. Von grosser Bedeutung nach dieser Richtung sind die neueren Ergebnisse von Loeb, welcher unter Anwendung der Ionentheorie auf die Eiweisskörper und unter Verfolgung gewisser Erfahrungen über den Einfluss von Salzen auf die Zustände des Protoplasmas, denen zu Folge $MgCl_2$ die Liquefaction, $CaCl_2$ die Coagulation oder Solidification befördere, zu einer förmlichen chemischen Theorie der Befruchtung geführt wurde. Es gelang ihm — und diess Resultat wurde neuerdings von Prowazek bestätigt —, durch Einfluss von $MgCl_2$ Eier zur Furchung anzuregen und aus denselben Embryonen bis zum Pluteus zu erziehen. Nach Loeb wird nur durch die Constitution des Seewassers die parthenogenetische Entwicklung der Seeigeleier verhindert, indem dasselbe

entweder der nöthigen Menge jener Ionen, welche zur Zelltheilung nöthig sind (Mg, K, HO oder andere), ermangelt oder von jenen Ionen, welche dieselbe hemmen (Ca, Na oder andere), zu viel enthält oder Beides. Das eindringende Spermatozoon ergänzt entweder die fehlenden Ionen, oder es hebt die Wirkung der hemmenden auf, oder es wirkt gleichzeitig nach beiden Richtungen. Ausserdem kann es auch Enzyme oder anderes Material beibringen, aber für den Process der Befruchtung sind die Ionen und nicht die Nucleïne von ausschlaggebender Bedeutung.

Tichomirow hat die Eier des Seidenspinners durch 2½ Minuten dauernde Einwirkung von concentrirter Schwefelsäure und durch mechanische Einflüsse (10 Minuten lang fortgesetztes Bürsten) zu Theilungen angeregt. Den gleichen Erfolg erzielte Kulagin durch Einwirkung von Diphtherieserum auf Eier von einigen Fischen und Amphibien.

Auf Grund neuerer Befunde, aus denen hervorgeht, dass eine ganze Reihe von Stoffen (und zwar nicht nur Electrolyten, sondern auch nicht-leitende Stoffe, wie Rohrzucker und Harnstoff) das Echinidenei zu parthenogenetischer Entwicklung anzuregen vermögen, hat Loeb neuerdings seine Auffassung dieser Erscheinung dahin modificirt, dass er auf die Veränderung der osmotischen Verhältnisse das Hauptgewicht legt. (Vgl. Loeb, J. Farther Experiments on artificial Parthenogenesis and the nature of the process of fertilization. Amer. Journ. of Physiol. Vol. 4. 1900.)

Von grossem Interesse ist die Thatsache, dass es neuerdings Winkler gelungen ist, mittelst eines aus dem Sperma von Echinodermen gewonnenen Extractivstoffes die Eier derselben Art zu unregelmässigen Furchungen anzuregen. Die Geschwindigkeit der Furchungen war bei so behandelten Eiern eine geringere als bei normal befruchteten. Eine Dottermembran wurde in diesem Falle nicht gebildet. Schon Dubois und Piéri hatten auf Grund gewisser Versuche das Vorhandensein eines bei der Befruchtung wirksamen Fermentes vermuthet, während Miescher sich zur Annahme hinneigt, dass es sich um Nucleïn handle. Die Auffassung Loeb's wurde von Delage, Nathanson und Winkler entkräftet. Die genannten Autoren vertreten die Ansicht, dass es sich in den angeführten Fällen um eine Reizwirkung handelt, welche normaler Weise durch das Eindringen des Spermotozoons gesetzt wird. Vgl. bezüglich dieser Verhältnisse, sowie der angeführten Ansichten (und Litteratur) die Mittheilung von H. Winkler.

Litteratur.

Danilewsky, B. *De l'influence de la lécithine sur la croissance et la multiplication des organismes. Compt. Rend. Ac. Sc. Paris. Tom. 121. 1895.*

Davenport, C. B., *and* **H. V. Neal.** *On the Acclimatization of Organisms to poisonous Chemical Substances. Arch. f. Entw.-Mech. 2. Bd. 1896.*

Dewitz, J. *Ueber die Furchung von Froscheiern in Sublimatlösung. Biol. Centralbl. 7. Bd. 1887.*

Féré, Ch. *Zahlreiche Mittheilungen über die Beeinflussung der Entwicklung des Hühncheneies durch chemisch wirksame Substanzen in: Compt. Rend. Soc. Biol. Paris (9) von 1893 ab.*

Gerlach, Leo. *Ueber neuere Methoden auf dem Gebiete der experimentellen Embryologie. Biol. Centralbl. 7. Bd. 1887.*

Gurwitsch, A. *Ueber die Einwirkung des Lithionchlorids auf die Entwicklung der Frosch- und Kröteneier. Anat. Anz. 11. Bd. 1895.*

Gurwitsch, A. *Ueber die formative Wirkung des veränderten chemischen Mediums auf die embryonale Entwicklung. Versuche am Frosch- und Krötenei (R. fusca u. B. vulg.)* Arch. f. Entw.-Mech. 3. Bd. 1896.

Herbst, C. *Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss der veränderten chemischen Zusammensetzung des umgebenden Mediums auf die Entwicklung der Thiere. I. Th. Versuche an Seeigeleiern.* Zeitschr. f. Wiss. Zool. 55. Bd. 1893.

Herbst, C. *Exp. Unters. etc. 2. Th. Weiteres über die morphologische Wirkung der Lithiumsalze und ihre theoretische Bedeutung.* Mitth. d. Zool. Stat. Neapel. 11. Bd. 1893.

Herbst, C. *Exp. Unters. etc. 3. Th. Ueber das Ineinandergreifen von normaler Gastrulation und Lithiumentwicklung. 4. Th. Die formative Wirkung des Lithiums auf befruchtete Eier von Asterias glacialis. 5. Th. Ueber die Unterdrückung von Entwicklungsprocessen (Wirkung von Kalium rhodanatum und Natrium butyricum). 6. Th. Ueber den Einfluss einiger anderer organischer Salze.* Arch. f. Entw.-Mech. 2. Bd. 1896.

Herbst, C. *Ueber die zur Entwicklung der Seeigellarven nothwendigen anorganischen Stoffe, ihre Rolle und ihre Vertretbarkeit. I. Th. Die zur Entwicklung nothwendigen anorganischen Stoffe.* Arch. f. Entw.-Mech. 5. Bd. 1897.

Herbst, C. *Ueber zwei Fehlerquellen beim Nachweis der Unentbehrlichkeit von Phosphor und Eisen für die Entwicklung der Seeigellarven.* Arch. f. Entw.-Mech. 7. Bd. 1898.

Herbst, C. *Ueber das Auseinandergehen von Furchungs- und Gewebezellen im kalkfreien Medium.* Arch. f. Entw.-Mech. 9. Bd. 1899.

Hertwig, O. *Experimentelle Studien am thierischen Eie vor, während und nach der Befruchtung.* Jen. Zeitschr. f. Naturw. 24. Bd. 1890.

Hertwig, O. *Ueber den Einfluss äusserer Bedingungen auf die Entwicklung des Froscheies.* Sitz.-Ber. Acad. Wiss. Berlin. 1894.

Hertwig, O. *Beiträge zur experimentellen Morphologie und Entwicklungsgeschichte.* Arch. f. Micr. Anat. 44. Bd. 1895.

Hertwig, O. *Experimentelle Erzeugung thierischer Missbildungen.* Festschrift für Gegenbaur. Leipzig. II. Bd. 1896.

Hertwig, O. *u.* **R.** *Ueber den Befruchtungs- und Theilungsvorgang des thierischen Eies unter dem Einfluss äusserer Agentien.* Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. 20. Bd. 1. Heft. Allg. Th. ibid. 2. Heft. 1887.

Hertwig, R. *Ueber den Einfluss von Chloralhydrat auf die inneren Befruchtungserscheinungen.* Anat. Anz. 1. Jahrg. 1886.

Hertwig, R. *Ueber Centrosoma und Centralspindel.* Sitz.-Ber. Ges. f. Morph. Phys. München. 1895.

Loeb, J. *Investigations in Physiological Morphology III. Experiments on Cleavage.* Journ. of Morphology. 7. Bd. 1892.

Loeb, J. *Ueber Kerntheilung ohne Zelltheilung.* Arch. f. Entw.-Mech. 2. Bd. 1895—1896.

Loeb, J. *Ueber den Einfluss von Alkalien und Säuren auf die embryonale Entwicklung und das Wachsthum.* Arch. f. Entw.-Mech. 7. Bd. 1898.

Loeb, J. *On the nature of the process of fertilization and the artificial production of normal larvæ (Plutei) from the unfertilized eggs of the sea urchin.* Amer. Journ. Physiol. Vol. 3. 1899.

Mead, A. D. *The Origin and Behaviour of the Centrosome in the annelid Egg.* Journ. of Morph. Vol. 14. 1898.

Morgan, T. H. *The Production of Artificial Astrosphæres.* Arch. f. Entw.-Mech. 3. Bd. 1896.

Morgan, T. H. *The Action of Salt-Solutions on the Unfertilized and Fertilized Eggs of Arbacia, and of Other Animals.* Arch. f. Entw.-Mech. 8. Bd. 1899.

Morgan, T. H. *Further Studies on the Action of Salt-Solutions and of other Agents on the Eggs of Arbacia.* Arch. f. Entw.-Mech. 10. Bd. 1900.

Norman, W. W. *Segmentation of the Nucleus without Segmentation of the Protoplasma.* Arch. f. Entw.-Mech. 3. Bd. 1896.

Pouchet, G., *et* **Chabry.** *Sur le développement des larves d'Oursin dans l'eau de mer privée de chaux.* Compt. Rend. d. l. Soc. de Biologie. Paris. 1889.

Pouchet, G., *et* **Chabry.** *De la production des larves monstrueuses d'Oursin par privation de chaux. Compt. Rend. Ac. Sc. Paris. T. 108. 1889.*

Pouchet, G., *et* **Chabry.** *L'eau de mer artificielle comme moyen teratogénique. Journ. d'Anat. et de l. Phys. No. 3. p. 298.*

Prowazek, S. *Versuche mit Seeigeleiern. Zool. Anzeiger. 23. Bd. 1900.*

Rauber, A. *Oceanversuche an Embryonen und Erwachsenen. Sitz.-Ber. Naturf. Ges. Leipzig. 1885.*

Rywosch, D. *Ueber die Bedeutung der Salze für das Leben des Organismus. Biol. Centralbl. 20. Bd. 1900.*

Schimkewitsch, Wl. *Ueber die Entwicklung der Cephalopoden unter künstlichen Bedingungen. Anat. Anz. 16. Bd. 1899.*

Schimkewitsch, Wl. *Experimentelle Untersuchungen an meroblastischen Eiern. I. Cephalopoden. Zeitschr. Wiss. Zool. 67. Bd. 1900. Nachtrag hierzu im 68. Bande.*

Viguier, C. *La théorie de fertilisation chimique de M. Loeb. C. R. Ac. Sc. Paris. T. 131. 1900.*

Wilson, Ch. B. *Experiments on the Early Development of the Amphibian Embryo under the Influence of Ringer and salt solutions. Arch. f. Entw.-Mech. 5. 1897.*

Winkler, H. *Ueber die Furchung unbefruchteter Eier unter der Einwirkung von Extractivstoffen aus dem Sperma. Nachr. K. Ges. Wiss. Göttingen. Math.-phys. Cl. 1900.*

Yung, E. *Sur l'influence des milieux physico-chimiques sur le développement des animaux. Arch. Sc. Physic. Nat. Genève. Tom. 14. 1885.*

6. Der Einfluss geänderter osmotischer Bedingungen.

Wir haben schon oben (p. 42 ff.), hauptsächlich im Anschlusse an die Ausführungen von HERBST, auf die Bedeutung des Salzgehaltes des umgebenden Mediums (Milieu externe) für die osmotischen Bedingungen der im Wasser sich entwickelnden Eier hingewiesen. Diese Verhältnisse sind neuerdings in einem Aufsatze von R. HÖBER, dem wir hier folgen, erörtert worden. Auch sei auf die entsprechenden Capitel in DAVENPORT's Experimental Morphology verwiesen.

Durch die Uebertragung der Vorstellungsweise der kinetischen Gastheorie auf die Lösungen hatte VAN'T HOFF die Ansicht entwickelt, dass die Moleküle gelöster Körper sich im Lösungsmittel in der gleichen Weise bewegen, wie wir dies von den Gasmolekülen im Aether annehmen. Ebenso wie durch das Anstossen der Gasmoleküle auf die Wände des umschliessenden Gefässes ein Druck ausgeübt wird, üben die Moleküle der Lösungen auf eine umschliessende Wand einen Druck aus, der als osmotischer Druck bezeichnet wird und mit der Concentration, sowie mit der Temperatur zunimmt. Stellt man sich eine lebende Zelle (oder irgend ein Lebewesen, z. B. ein Blastulastadium etc.) als eine Blase vor, welche mit einer Salzlösung gefüllt ist, und deren elastische Wand für Wasser, aber nicht für die Salzmoleküle permeabel sei, und bringen wir diese Blase in eine Lösung derselben Art wie jene, mit der sie erfüllt ist, so wird ein Gleichgewichtszustand gegeben sein, indem der von aussen und von innen auf die Wand der Blase wirkende osmotische Druck gleich ist. Man stellt sich dann vor, dass von innen und von aussen auf die Flächeneinheit gleich viel Moleküle ihre Stösse ausüben. In einem solchen Falle wird die Blase keine Veränderung erleiden. DE VRIES bezeichnet zwei Lösungen verschiedener Substanzen, welche sich in dieser Weise das Gleichgewicht halten, als isotonische Lösungen.

und er fand, dass bei Körpern mit ähnlicher chemischer Structur der osmotische Effect einer Lösung dem Moleculargewichte der gelösten Substanz proportional ist. Bei Körpern mit ähnlicher chemischer Structur hängt der osmotische Effect von der Zahl der in der Lösung befindlichen Moleküle ab. Das Weitere bezüglich der Ermittlung der isotonischen Coëfficienten siehe DAVENPORT, Exper. Morph. P. I. p. 72 u. 73.

Nehmen wir an, dass wir die mit Salzlösung gefüllte Blase in eine Flüssigkeit von geringerer Concentration gebracht hätten, so wird jetzt auf die Wand der Blase von innen ein grösserer Druck als von aussen ausgeübt. In Folge dessen wird die Wand der Blase gespannt, und der diese Spannung erzeugende Binnendruck wird als Turgor bezeichnet. Die Wand der Blase wird sich nun ausdehnen, und es wird hierbei so lange Wasser in das Innere der Blase aufgenommen werden, bis der Concentrationsgrad der Flüssigkeit im Innern dem des umgebenden Mediums gleich ist. Man sieht hieraus, dass im einfachsten Falle die Grösse einer Zelle von der Concentration des umgebenden Mediums abhängig ist.

Dass wir eine lebende Zelle als eine mit Salzlösung gefüllte Blase betrachten können, hängt mit der eigenthümlichen „festflüssigen" Beschaffenheit des lebenden Protoplasmas zusammen, welche in manchen Beziehungen den colloiden Lösungen oder Gallerten ähnlich ist. Die Gallerten verhalten sich nun in vieler Hinsicht „wie reines Wasser oder vielmehr, als ob die Gelatine gar nicht darin enthalten wäre". Die chemischen Reactionen gehen in ihnen (nach REFORMATSKY) mit der gleichen Geschwindigkeit vor sich wie in Flüssigkeiten, und ebenso verhalten sie sich (nach GRAHAM, VOIGTLÄNDER) bezüglich der Diffusionsvorgänge.

Nach diesen Auseinandersetzungen, die wir hauptsächlich dem Aufsatze von HÖBER entnommen haben, ist die Bedeutung der osmotischen Processe für die Wachsthumsvorgänge im Allgemeinen leicht ersichtlich. Es ist ja bis zu einem gewissen Grade die Wasseraufnahme von dem Concentrationsgrade der Lösung, in der sich die Organismen aufhalten, abhängig. Nun hat DAVENPORT in Uebereinstimmung mit den Erfahrungen der Pflanzenphysiologen auf die eminente Bedeutung hingewiesen, welche die Wasseraufnahme für die Wachsthumsprocesse besitzt. In der Periode maximalen Wachsthums ist dasselbe ausschliesslich auf Wasseraufnahme zurückzuführen. Nach LOEB ist das Wachsthum von Tubularien-Stämmchen, denen die Köpfchen abgeschnitten waren, von der Concentration des Seewassers abhängig. Sie wachsen im verdünntem Seewasser rascher als in normalem, und das Wachsthum ist in concentrirteren Lösungen verlangsamt. Ebenso haben die Untersuchungen von FRAZEUR über den Regenerationsvorgang von Nais und die von SARGENT über die Theilung von Dero in verschiedenen Lösungen eine Verlangsamung der Wachsthumsprocesse mit steigender Concentration erkennen lassen[1]). Aehnliches ergaben die Züchtungsversuche von YUNG, welcher Froschembryonen in Seesalzlösungen von verschiedener Concentration auf ihre Wachsthumsgeschwindigkeit untersuchte.

---

[1]) Wir entnehmen die bezüglichen Angaben über die Untersuchungen von FRAZEUR und SARGENT dem Buche von DAVENPORT: Exper. Morphology. Part II. p. 365.

Von allgemeiner Bedeutung sind auch gewisse Untersuchungen über den Einfluss osmotischer Bedingungen auf die Zelltheilung. Hier hat das Echinodermei als günstiges Untersuchungsobject gedient.

Ueber den Einfluss concentrirterer Lösungen (Seewasser, dessen Salzgehalt durch Zufügen von Cl Na verstärkt worden war) auf die Furchung von Seeigeleiern hat Loeb Untersuchungen angestellt. Er fand, dass die Entwicklung im Allgemeinen verzögert war, und dass die Furchung, d. h. die Trennung der Blastomere, unterbleibt, während die Kerntheilung ungehindert ihren Fortgang nimmt. Bringt man die Eier nachträglich in normales Seewasser zurück, so furchen sie sich direct in so viel Theilstücke, als Kerne vorhanden sind. Es entstehen sodann annähernd, aber nicht genau gleich viel Blastomeren, als die Eier in der gleichen Zeit bei normalem Ablauf der Furchung erhalten haben würden. Diese Beobachtungen von Loeb, welche Norman bestätigen konnte, sind durch die neueren Erfahrungen Morgan's (vgl. p. 65) in ihrem Werthe einigermaassen erschüttert worden. Immerhin ist zu beachten, dass die Furchungsbilder von Froscheiern, welche Hertwig dem Einflusse von Salzlösungen unterwarf, auch auf fortschreitende Kerntheilung bei unterbleibender Zelltheilung schliessen lassen.

Loeb glaubt, dass die Furchung das Resultat eines vom Kern auf das Protoplasma ausgeübten Reizes sei, und dass in der concentrirteren Salzlösung die Reizbarkeit des Protoplasmas durch Wasserentziehung herabgesetzt worden sei. Erhöhung der Concentration habe denselben Effect wie Erniedrigung der Temperatur, Herabsetzung der Concentration denselben wie Erhöhung der Temperatur.

Wenn der Einfluss concentrirterer Lösung sich zunächst am Eiplasma geltend machte, so war andererseits auch der Kern beeinflusst. Die Kerntheilungen waren verlangsamt und verliefen sehr unregelmässig.

Nach 12stündigem Aufenthalt in einer Lösung von 2 Theilen Cl Na auf 100 Theile Seewasser war die Kerntheilung vollständig unterdrückt. Es zeigt sich hierin der Einfluss des Plasmas auf die Kerntheilung. Hauptsächlich ist der Druck, den die Blastomere auf einander ausüben, in Wegfall gekommen.

Gegen die Erklärungsversuche von Loeb sprechen die Erfahrungen von Driesch über die Wirkung der Verdünnung des Seewassers auf die Furchung von Echinideneiern. Hier sind die Wirkungen im Allgemeinen die gleichen wie bei Erhöhung der Concentration.

Driesch brachte die Eier von Echinus microtuberculatus bald nach der Befruchtung in eine Mischung von 45 Theilen See- und 5 Theilen Flusswasser (bezeichnet als 45/5), 5 Minuten darauf einen Theil derselben in eine Mischung 40/10, nach weiteren 5 Minuten in 35/15 u. s. f. bis 25/25.

Die Entwicklung ist im Allgemeinen verlangsamt. Die Eier quellen stark auf, so dass sie den Raum in der Eimembran vollständig erfüllen. In 45/5 geht die Furchung normal vor sich; in 40/10 ist der Furchungstypus in eigenthümlicher Weise modificirt, indem auf ein normales 2- und 4-Zellenstadium ein 8-zelliges Stadium folgt, in welchem die 4 Zellen der animalen Hälfte durch geringe Grösse sich von denen der vegetativen Hälfte unterscheiden (Fig. 22, *A* u. *B*). Oft betrifft diese abnorme Verkleinerung nur 2 oder 3 Zellen dieser Hälfte (Fig. 22 *A*), während die übrigen von normaler Grösse sind.

Durch diese Erscheinung, welche DRIESCH als Variation der Micromerenbildung bezeichnet, wird natürlich der weitere Furchungsablauf wesentlich beeinflusst (Fig. 22 *C*). Noch abnormer erscheinen die Furchungsformen in der Mischung 35/15. Hier zeigen die 4 Blastomere des 4-zelligen Stadiums eine Neigung zur Tetraëderstellung. Die Anordnung der Zellen und die Ausbildung der Micromeren ist in den folgenden Stadien vielfachen Abnormitäten unterworfen. Nichtsdestoweniger gelingt es, aus diesen Furchungsstadien normale Plutei zu erziehen, wenn man sie in Wasser von höherer Concentration zurückbringt.

Die Wirkungen der Verdünnung zeigen viele Uebereinstimmung mit den Wirkungen der Wärme. Es unterbleibt oft lange die Zellzerklüftung, es entstehen vorübergehend mehrkernige Zellen. Es lösen sich von dem Plasma einzelne Tropfen ab, die nach einiger Zeit wieder mit der Zelle verschmelzen, etc.

In 30/20 unterbleibt schliesslich die Durchfurchung des Zellplasmas vollständig. Man beobachtet nur ab und zu Anläufe zur

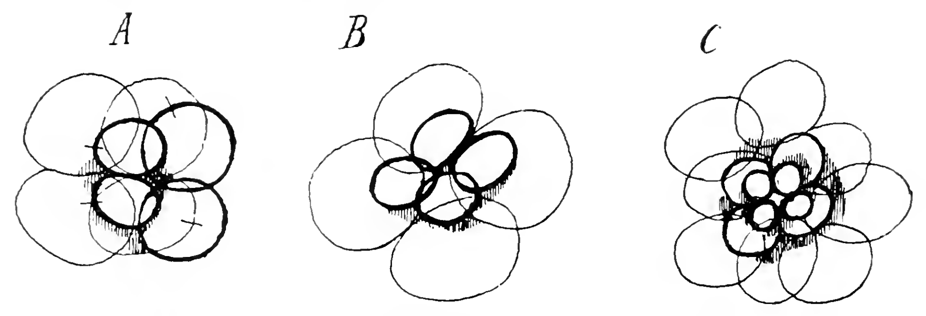


Fig. 22. Abnorme Furchungsstadien von Echinus, gezogen in einer Mischung von 40 Theilen Seewasser und 10 Theilen Süsswasser (nach DRIESCH).
A Achtzelliges Stadium mit zwei Micromeren.
B Achtzelliges Stadium mit vier Micromeren.
C Dasselbe Ei im Stadium der 16-Theilung. Die vier vorzeitigen Micromeren haben vier kleinste Micromeren gebildet.

Durchschnürung; oder wenn dieselbe vollzogen wurde, so vereinigen sich die Blastomere später wieder. Bei noch weitergehender Versüssung des Wassers zeigen die Eier keine Lebenserscheinungen mehr.

LOEB verwendet die Quellung, der das Protoplasma in verdünntem Seewasser unterliegt, als Mittel, um zwei oder mehr zusammengewachsene Embryonen aus einem Ei hervorzubringen, indem bei befruchteten Seeigeleiern in Seewasser, dem 100% seines Volumens destillirtes Wasser zugefügt war, die Eimembran aufplatzt und ein Theil des Plasmas als Extraovat vorquillt. Bringt man diese Eier in normales Seewasser zurück, so furchen sie sich weiter, und es entstehen häufig Zwillingsembryonen, indem das Extraovat sich zu einem, der Eirest zu einem zweiten Individuum ausbildet. Vielfach, bei Erhaltung einer mächtigeren Substanzbrücke, fliessen aber auch die beiden Blastulae nachträglich zu einem einheitlichen Individuum zusammen. Aehnliche, aber nicht ganz übereinstimmende Resultate erhielt RAWITZ.

Der Widerspruch, in welchem die Ermittlungen DRIESCH's über

die Wirkung der Verdünnung des Seewassers zu den Annahmen Loeb's zu stehen scheinen, lässt sich vielleicht in dem von Loeb angedeuteten Sinne lösen, dass die von ihm gemachten Annahmen nur innerhalb bestimmter engerer Grenzen gelten. Eine noch weitergehende Verdünnung des umgebenden Mediums setzt die Reactionsfähigkeit des lebenden Plasmas herab und kann schliesslich bis zu einem erstarrungsähnlichen Zustand (Wasserstarre) führen, während mässige Verdünnung die Reizbarkeit des Protoplasmas erhöht. Damit stehen auch die Erfahrungen von Loeb über die Wachsthums- und Regenerationsvorgänge von Tubularia bei zunehmender Verdünnung des Seewassers in Uebereinstimmung.

Es sei erwähnt, dass nach den Ermittlungen von Loeb die Empfindlichkeit von Fundulus-Embryonen gegen die durch Wasserentziehung gesetzte Schädigung in verschiedenen Stadien der Entwicklung eine verschiedene ist. Während der Furchungsvorgänge ist die Empfindlichkeit gegen Wasserverlust viel grösser als später bei der Bildung des Embryos.

In gleicher Weise darf man wohl vermuthen, dass auch bei ein und demselben Stadium die Empfindlichkeit verschiedener Zellen des Embryos gegen geänderte osmotische Bedingungen eine verschiedene ist, so dass auf diese Weise die durch geänderte Concentration des Milieu externe bei Embryonen gesetzten specifischen Wirkungen, über welche wir oben (p. 42 ff.) berichtet haben, z. Th. sich erklären lassen. Wir haben bei der Besprechung der Versuche von Herbst über seine Lithiumculturen, von O. Hertwig, Wilson und Gurwitsch über Salzculturen von Amphibienembryonen mehrfach darauf hingewiesen, dass es sich bei diesen Effecten z. Th. nicht um chemische, sondern um osmotische Einflüsse handelt. Freilich sind wir derzeit noch kaum in der Lage, das Wirkungsgebiet beider gegen einander abzugrenzen. Nach Driesch ist zu vermuthen, dass gewisse Regulationen (Prallwerden gefalteter, durch Zerschneiden erzeugter Blastulaabschnitte) auf osmotische Effecte, die auch in der Norm wirken, zurückzuführen sind.

Da vielfach das erste Auftreten von Organanlagen auf Wachsthumsdifferenzen zurückzuführen ist und wir oben die Bedeutung osmotischer Vorgänge für das Wachsthum erkannt haben, so werden wir das stärkere Wachsthum bestimmter Parthien des Embryos (z. B. das Hervorsprossen der Extremitätenanlagen) mit den osmotischen Fähigkeiten der Zellen dieses Bereiches in Beziehung zu bringen haben. Stärkeres Wachsthum wird auf eine grössere Concentration der in der Zelle enthaltenen Lösungen schliessen lassen. Letztere ist vielleicht durch Zurückhalten von osmotisch wirksamen Stoffwechselproducten in der Zelle entstanden zu denken. Wir können uns vorstellen, dass osmotisch unwirksame Stoffe, z. B. Stärke, in osmotisch wirksame, wie Zucker, übergeführt werden, wobei osmotische Energie gewonnen wird (Höber). Andererseits ist durch die Untersuchungen von Herbst über die Nothwendigkeit gewisser Salze für die Entwicklung der Echiniden erwiesen, dass von aussen osmotisch wirksame Substanzen aufgenommen werden, wobei wir wohl an eine elective Fähigkeit der Zellen zu denken haben. In so weit die aufgenommenen Salze nicht sofort chemisch verarbeitet werden, könnten auch sie für die osmotische Thätigkeit der Zellen in Frage kommen.

Fassen wir den Inhalt dieses Abschnittes zusammen, so können

wir sagen, dass die Wachsthumsprocesse von dem Wassergehalt der Gewebe und daher von der Concentration des umgebenden Mediums (bei Eiern, die sich im Wasser entwickeln) abhängig sind. Innerhalb gewisser Grenzen führt Erhöhung der Concentration zu einer Verlangsamung, Erniedrigung des Salzgehaltes zu einer Beschleunigung des Entwicklungsganges. Ein ähnlicher Einfluss ist vielleicht auch bezüglich der Processe der Zelltheilung zu vermuthen.

Litteratur.

Davenport, C. B. *The Rôle of Water in Growth. Proc. Boston Society. Nat. Hist. Vol. 28. 1897.*

Davenport, C. B. *Experimental Morphology. 1. u. 2. Th. New York. 1897—1899; über die Versuche von Frazeur und Sargent siehe daselbst 2. Th. p. 365.*

Driesch, H. *Entwicklungsmech. Studien. VIII. Ueber Variation der Micromerenbildung (Wirkung von Verdünnung des Meerwassers). Mitth. Zool. Stat. Neapel. 11. Bd. 1893.*

Driesch, H. *Zur Analysis der Potenzen embryonaler Organzellen. Arch. f. Entw.-Mech. 2. Bd. 1895.*

Höber, R. *Ueber die Bedeutung der Theorie der Lösungen für Physiologie und Medicin. Biol. Centralbl. 19. Bd. 1899.*

Loeb, Jacq. *Untersuch. z. physiol. Morphologie der Thiere. II. Organbildung und Wachsthum. Würzburg. 1892.*

Loeb, Jacq. *Investigations in Physiological Morphology. III. Experiments on cleavage. Journ. Morphol. Boston. Vol. 7. 1892.*

Loeb, Jacq. *Ueber Kerntheilung ohne Zelltheilung. Briefl. Mitth. Arch. f. Entw.-Mech. 2. Bd. 1896.*

Loeb, Jacq. *Ueber eine einfache Methode, zwei oder mehr zusammengewachsene Embryonen aus einem Ei hervorzubringen. Pflüger's Arch. f. d. Ges. Physiologie. 55. Bd. 1894.*

Loeb, Jacq. *Ueber die angebliche gegenseitige Beeinflussung der Furchungszellen und die Entstehung der Blastula. Arch. f. Entw.-Mech. 8. Bd. 1899.*

Norman, W. W. *Segmentation of the Nucleus without Segmentation of the Protoplasma. Arch. f. Entw.-Mech. 3. Bd. 1896.*

Rawitz, B. *Ueber den Einfluss verdünnten Seewassers auf die Furchungsfähigkeit der Seeigeleier. Arch. f. Anat. u. Phys. Phys. Abth. 1896.*

Yung, E. *De l'influence des variations du milieu physico-chimique sur le développement des animaux. Arch. Sc. Phys. Nat. Genève. Tom. 14. 1885.*

7. Der Einfluss electrischer Ströme und Entladungen.

Die ersten diessbezüglichen Versuche am Hühnchenei gehen auf Prévost und Dumas zurück. Später beobachtete Rusconi an Froscheiern, die er der Einwirkung des von einer Volta-Säule erzeugten Stromes unterwarf, dass die Entwicklung derselben gegenüber der Norm ein wenig beschleunigt war. Lombardini, welcher Froscheier der Einwirkung des von einem Bunsen-Element und von einer Kupfer-Zink-Säule erzeugten Stromes unterwarf, beobachtete, dass nach kurzer Dauer der Einwirkung (40 Minuten) die Entwicklung beschleunigt war, während bei länger dauernder Durchströmung an den Embryonen gewisse Veränderungen zu erkennen waren. Besonders waren bei microscopischer Untersuchung zahlreiche Veränderungen der Gestalt der Dotterkugeln zu bemerken. Lombardini glaubte, dass bei länger dauernder Einwirkung schwacher constanter Ströme durch die Beschleunigung der Plasmabewegungen Störungen der Entwicklung erzeugt werden. Auch Hühncheneier hat Lombardini mittelst Platin-

electroden, welche durch die Eischale eingestossen waren, der Wirkung von schwachen constanten Strömen, Entladungsschlägen und insbesondere von Inductionsströmen ausgesetzt und auf diese Weise die Bildung zahlreicher Anomalieen der verschiedensten Art hervorgerufen.

FASOLA, welcher die beschleunigende Wirkung schwacher Inductionsströme auf die Entwicklung der Froscheier beobachtete, suchte sich über die Ursachen dieser Erscheinung klar zu werden. Er erwägt die Möglichkeiten, dass die Electricität sich in Wärme umsetzt, dass sie den Chemismus der Entwicklung oder vielleicht der Anordnung der Moleküle in bestimmter Weise beeinflusst. Es zeigte sich, dass die unter diesen Umständen erzeugten Individuen schwächlich und hinfällig waren.

Auch WINDLE erhielt an Hühnereiern, ähnlich wie LOMBARDINI, verschiedenartige Missbildungen in Folge electrischer Einwirkungen. Bei Versuchen mit der Einwirkung des von einer Daniell'schen Säule erzeugten Stromes auf die Entwicklung von Forelleneiern ergab sich ein frühzeitiges Absterben der ausgeschlüpften Embryonen. WINDLE glaubt, dass die Electricität einen hemmenden Einfluss (arresting effect) auf die Entwicklung ausübe.

DARESTE, welcher Hühncheneier durch mehrere Minuten den Entladungsschlägen eines Rhumkorff-Apparates aussetzte, erhielt die verschiedenartigsten Missbildungen.

VERSON und QUAJAT, sowie BELLATI und QUAJAT beobachteten einen beschleunigenden Einfluss der Electricität auf die Entwicklung von Bombyx mori.

ROUX untersuchte den Einfluss electrischer Ströme auf die mitotischen Theilungsvorgänge bei der Furchung des Froscheis, indem er Froscheier in eine Glasröhre aspirirte und dieselben vermittelst einer aussen umgewundenen Spirale von dem Gleichstrom dreier Bunsen-Elemente umströmen liess. Seine Resultate waren negative. „Eier, welche sofort nach der Befruchtung in eine relativ weite Glasröhre aspirirt und zwischen die Pole des Electromagneten gelegt worden waren, liessen gleich den von demselben Strom direct umströmten Eiern keine bestimmte Einstellung ihrer ersten Furche erkennen."

Auch spätere Versuche mit Strömen von grösserer Stärke brachten ROUX zur Ueberzeugung, dass weder der Wechselstrom noch der Gleichstrom eine richtende Wirkung auf die Eitheilung auszuüben vermöge.

Diese Versuche führten ROUX zur Kenntniss merkwürdiger Erscheinungen, welche er als „morphologische Polarisation" bezeichnete und welche man vielleicht als eine entsprechend der Ein- und Austrittsstelle des Stromes sich etablirende Art von Necrose bezeichnen könnte. Sehr characteristisch tritt die Erscheinung an noch ungetheilten, befruchteten Froscheiern auf, welche in Wasser der Wirkung des electrischen Stromes unterworfen wurden. Man bemerkt das Auftreten zweier, den beiden Electroden zugewendeter, durch Verfärbung der Oberfläche kenntlich werdender Polfelder, welche durch eine mehr oder weniger tiefe Ringfurche von dem mittleren, äquatorialen Gürtel getrennt erscheinen. Im Bereiche dieser Ringfurche macht sich eine Pigmentanhäufung geltend. Ausserdem bemerkt man hier, sowie in bestimmten Fällen auch im Bereiche der Polfelder das

Auftreten kleiner Extraovate, d. h. einen durch Contraction bedingten Austritt von Zellsubstanz durch die Rinde.

Derartig behandelte Eier waren im Allgemeinen zu weiterer Entwicklung nicht mehr befähigt; dagegen zeigte sich, dass Eier, welche im seitlichen Theile des Stromgebietes gelagert und daher nur der Einwirkung von schwächeren Stromschleifen ausgesetzt waren, sich weiter furchten, obgleich an ihnen das Auftreten sehr kleiner Polfelder zu bemerken war. In diesem Falle stand die erste Furche sehr häufig in der Richtung der mittleren Verbindungslinie beider Pole. Es ist dies in der Weise zu erklären, dass die Substanz der Polfelder zur Theilnahme an den weiteren Entwicklungsprocessen nicht mehr befähigt ist, ja sie wird zum Theil von den Zellen direct eliminirt und abgestossen. Da nun, wie sich aus den Druckversuchen von Pflüger, Roux, Hertwig u. A. ergibt, die Furchungsspindel sehr häufig sich in der Richtung der grössten Ausdehnung activen Protoplasmas einstellt, so muss auch in diesem Falle die erste Furche in der kleinsten Richtung des Zellleibes gelegen sein.

Von Interesse ist ferner die Thatsache, dass an lebenskräftigen durchgefurchten Eiern des Morula- und Gastrulastadiums jede einzelne Zelle für sich die Ausbildung eines äquatorialen Gürtels und der Polfelder erkennen liess (Specialpolarisation der Blastomere), während geschwächte Embryonen dieser Stadien sich im Ganzen so verhielten wie ein einziges Ei (Generalpolarisation). Roux erklärt dies aus dem Vorhandensein einer die einzelnen Blastomere trennenden, als Electrolyt wirkenden Substanz bei den ungeschwächten Eiern.

Die Erscheinung der morphologischen Polarisation war auch an unbefruchteten, aber reifen, der Gebärmutter entnommenen Eiern und ebenso an Eierstockseiern zu erkennen, ferner an Fisch- und Eidechseneiern, sowie an verschiedenen Organen von Embryonen diverser Wirbelthiere, während von den Organen der ausgebildeten Thiere nur dünnwandige Gallenblasen eine deutliche Reaction erkennen liessen, an der sich durch starke Diosmose die Polfelder grünlich färbten. Von niederen Thieren zeigte Hydra eine hierher zu rechnende Reaction auf electrische Ströme, während für Protozoen bereits Kühne und Verworn ganz ähnliche Erscheinungen beschrieben haben.

Die Zellsubstanz der Wirbelthierembryonen besitzt sonach eine Reactionsfähigkeit auf electrische Einwirkungen, welche den Zellen des älteren Thieres nicht mehr zukommt, dagegen bei den Protisten und bei Hydra während des ganzen Lebens sich findet.

Neuerdings hat Rossi Untersuchungen über das Verhalten befruchteter Eier von Salamandrina perspicillata im constanten Strome angestellt. Hier erkannte man vielfach abnorme Pigmentvertheilung. Besonders waren am animalen Pole Pigmentanhäufungen, welche von Einziehungen der Oberfläche umgrenzt waren, häufig zu bemerken. Ebenso wie diese Abnormitäten der Pigmentvertheilung auf Bewegungen in den Bestandtheilen der Eier zu schliessen gestatten, lässt auch die Untersuchung an Schnitten Materialumlagerungen im Inneren erkennen, welche auf die weitere Entwicklung von Einfluss sind. Die Furchung weist zahlreiche Abnormitäten auf. Es zeigen sich Abweichungen in der Richtung der Furchungsebenen, ein auffallendes Hervortreten der Blastomere, Verlagerung von Bestandtheilen des vegetativen Poles zum animalen Pole und besonders häufig mangelnde Furchung der vegetativen Hälfte. Dementsprechend sind

die aus diesen Furchungsstadien manchmal sehr frühzeitig erzielten Gastrulae durch vielfache Abnormitäten und häufig durch besondere Weite des Urmundes ausgezeichnet.

Auch die Kerne zeigen vielfache Abnormitäten: Neigung zur Fragmentirung, abweichende Orientirung während der Theilung und unregelmässige Vertheilung.

Im Allgemeinen werden jedoch — und dies kann wohl als allgemeines Ergebniss der hierher gehörigen Versuche bezeichnet werden durch electrische Reizung keine specifischen Abnormitäten hervorgerufen, sondern dieselbe wirkt, wie auch andere teratogene Einflüsse, nach mannigfacher Richtung auf die Entwicklung störend und modificirend.

Litteratur.

Dareste, C. *Recherches sur l'influence d'électricité sur l'évolution de l'embryon de la poule. Compt. Rend. T. 121. 1895.*

Roux, W. *Beiträge zur Entwicklungsmech. des Embryo. No. VI. Ueber die morphologische Polarisation von Eiern und Embryonen durch den electr. Strom, sowie über die Wirkung des electr. Stromes auf die Richtung der ersten Theilung des Eies. Sitz.-Ber. Acad. d. Wiss. Wien. Mathem.-Nat. Cl. Bd. CI. Abth. III. 1891. Ges. Abh. II. Bd. No. 25.*

Rossi, Umb. *Sull' azione dell' electricità nello sviluppo delle uove degli Anfibi. Arch. f. Entw.-Mech. 4. Bd. 1898.*

Strasser, H., *in Merkel-Bonnet: Ergebnisse der Anatomie. Bd. I. 1891. Gestaltende Wirkung der Vertheilung freier Electricität an der äusseren und inneren Gestaltung des Centralnervensystems.*

Windle, B. C. A. *On the effects of Electricity and Magnetism on development. Journ. Anat. Phys. London. Vol. 29. 1895.*

8. Der Einfluss des Magnetismus.

Diessbezüglich liegen nur ganz spärliche Beobachtungen vor. Maggoriani, welcher sowohl unter Bruthennen als auch im Brutofen die Eier während der Incubation zwischen die Pole von Magneten brachte, fand die Entwicklung im Vergleiche zu den Controlleiern fast immer verzögert. Trotzdem sollen die Hühnchen vorzeitig ausschlüpfen. Es fanden sich unter den magnetischen Eiern viermal so viel Missbildungen als unter den Controlleiern. Die Missbildungen waren auf eine beträchtliche Vascularisation des Dottersackes zurückzuführen. Die aus diesen Eiern ausschlüpfenden Hühnchen sind sehr hinfällig. Ihr Gefieder ist spärlich; sie sterben häufig in den ersten Tagen nach dem Ausschlüpfen ohne erkennbare Todesursache; sie zeigen eine grössere Lebhaftigkeit als die aus den Controlleiern stammenden Hühnchen.

Aehnliche Untersuchungen von Windle ergaben ebenfalls einen beträchtlichen Procentsatz von Missbildungen, welche auf ungenügende Entwicklung der Area vasculosa zurückzuführen waren.

Sclater, welcher von 6 Schmetterlingsraupen 3 in einer Büchse dem Einflusse der entgegengesetzten Pole eines Magneten unterwarf, beobachtete, dass 2 davon starben, ohne sich zu verpuppen, und die dritte einen verkrüppelten Falter lieferte, während die 3 Controllexemplare sich normal entwickelten. Aehnliche, in grösserem Maassstabe von Windle an Seidenwürmern angestellte Versuche liessen jedoch keinen Einfluss des Magnetismus erkennen.

Vergleichende Versuche, welche WINDLE an Forelleneiern mit constanten Strömen und mit Magnetismus anstellte, ergaben eine auffallende Mortalität der aus den magnetisirten Eiern ausgeschlüpften Brut, welche WINDLE auf starke, durch den Magneten im Wasser erzeugte electrische Strömungen zurückführte.

WINDLE glaubt, dass die Electricität auf die Entwicklung einen hemmenden Einfluss (?) ausübt, während es zweifelhaft erscheint, ob das magnetische Feld einen Einfluss auf die Entwicklung ausübt oder nicht.

Litteratur.

Maggioriani, C. *Influenza del magnetismo sulla embriogenesi. Atti R. Accad. Lincei. Mem. Sc. Fis. Mat. (4). Vol. I. 1887.*

Maggioriani, C. *Influenza del magnetismo. Contributo alle ricerche biologiche. Roma. 1885.*

Sclater, J. W. *Influence of magnetism upon Insect Development. Proc. Entom. Soc. London. 1885.*

Windle, C. A. Bertr. *On the effects of electricity and magnetism on development. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. 29. 1895.*

9. Der Einfluss von Erschütterungen und Umdrehungen.

Ueber den Einfluss, welchen heftige Erschütterungen auf unbefruchtete Eier ausüben, haben die Brüder HERTWIG Untersuchungen angestellt. Seeigeleier wurden in einem Reagensröhrchen 20—30 Min. lang heftig geschüttelt und dann befruchtet. Durch das Schütteln lösten sich die Gallerthüllen; einzelne Eier wurden verletzt, indem ihr oberflächliches Häutchen aufplatzte und Protoplasma in grösserer oder geringerer Menge austrat (Extraovat). Diese Extraovate, die sich bald kugelig abrundeten, konnten mit dem Ei durch einen Stiel verbunden oder ganz frei sein. Im Allgemeinen erfolgte an diesen geschüttelten Eiern normale monosperme Befruchtung, worauf das Abheben der Dotterhaut zu bemerken war. Nur in einigen Fällen, in denen das Eimaterial erheblich gelitten hatte, trat Polyspermie ein. Auch Eier, welche durch Abgabe von Extraovaten erhebliche Verluste erlitten hatten, so dass sie nur mehr ein Drittel der ursprünglichen Masse besassen, entwickelten sich normal zu kleinen Gastrulastadien.

Auch in Extraovate, welche keinen Eikern besassen, drangen Spermatozoen ein, worauf ein Dotterhäutchen gebildet wurde. Die eingedrungenen Spermatozoen (eines oder mehrere) wandelten sich in Furchungsspindeln um. Die weitere Entwicklung dieser befruchteten Eifragmente wurde nicht verfolgt. Wir wissen aber jetzt, dass aus ihnen normale Zwergplutei hervorgehen können.

MORGAN beobachtete, dass an unbefruchteten Echinodermen-Eiern, welche so stark geschüttelt werden, bis die Kernmembran zerreisst, die Bildung der Richtungskörperchen eingeleitet wird.

Schon DARESTE hat mehrfach darauf hingewiesen, dass Hühnereier, welche vor der Bebrütung (etwa während des Transportes) länger dauernden Erschütterungen ausgesetzt sind, sehr häufig eine grosse Zahl von Missbildungen ergeben.

LOMBARDINI erzielte Missbildungen (abnorme Lagerung des Embryos), indem er Hühncheneier im Brutofen so langsam um ihre Axe rotiren liess, dass auf jede Minute eine Umdrehung kam.

Marcacci verwendete ein Rad, welches sich in horizontalem oder verticalem Sinne bewegte und 40—80 Umdrehungen in der Minute machte. Es trat hier schliesslich in Folge Zerreissung der Dottermembran der Tod des Embryos ein, und dieses Ereigniss fällt mit dem Maximum der durch die Umdrehung bewirkten trophischen Störung zusammen, welche an der Blässe und unvollständigen Füllung der Blutgefässe erkennbar ist. Hühnchen, welche aus derartig behandelten Eiern zum Ausschlüpfen gebracht wurden, waren schwer aufzuziehen und zeigten später noch mannigfache Wachsthumsanomalieen.

Im Allgemeinen ergibt sich, dass heftigere Erschütterungen sowie auch continuirliche Umdrehungen eine gewisse Schädigung der Entwicklung bedingen, was mit Hinsicht auf die Resultate von Versuchen mit fragmentirten Seeigeleiern in Erinnerung behalten werden mag.

Litteratur.

Dareste, C. *Recherches sur la production des monstruosités par les secousses imprimées aux œufs de poule.* *Compt. Rend. T. 96.*

Dareste, C. *Sur le rôle physiologique du retournement des œufs pendant l'incubation. Compt. Rend. T. 100. 1885.*

Dareste, C. *Nouvelles recherches concernant l'influence des secousses sur le germe de l'œuf de la poule, pendant la période qui sépare la ponte et la mise-en-incubation. Compt. Rend. T. 101. 1885.*

Dareste, C. *Note sur l'évolution de l'embryo de la poule soumis, pendant l'incubation, à un mouvement de rotation continu. Compt. Rend. T. 115. 1892.*

Hertwig, O. *u.* **R.** *Ueber den Befruchtungs- und Theilungsvorgang des thierischen Eies unter dem Einflusse äusserer Agentien. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 20. Bd. 1887.*

Marcacci, Art. *Influenza del movimento sullo sviluppo dell' uovo de pollo. Ricerche sperimentali. Perugia 1886.*

Marcacci, Art. *Influence du mouvement sur le développement des œufs de poule. Arch. Ital. de Biol. T. 11. 1888.*

Morgan, T. H. *Experimental Studies on Echinoderm Eggs. Anat. Anz. 9. Bd. 1893.*

10. Der Einfluss von Berührung.

Es liegen einige Beobachtungen an festsitzenden Thieren vor, denen zu Folge Berührungsreize von Einfluss auf die speciellere Gestaltung dieser Formen sein können. Loeb beobachtete, dass bei Stolonen von Hydroidpolypen die Wachsthumsrichtung durch Berührungsreize beeinflusst wird, indem dieselben, wenn sie einen festen Körper erreicht haben, sich von ihm nicht wieder entfernen, sondern dicht angeschmiegt bleiben (Stereotropismus). Als Stereomorphose oder Thigmormorphose muss es bezeichnet werden, wenn nach demselben Autor Margelis und Pennaria an allen jenen Stellen, wo sie mit einem festen Gegenstande in Berührung kommen, Stolonen erzeugen, insofern diese Stellen überhaupt knospungsfähig sind. Hier wird also die Entstehung, im obigen Falle die Wachsthumsrichtung der Stolonen durch Berührung beeinflusst. Ähnliche Beobachtungen hat Peebles an Hydractinia und Podocoryne angestellt. Diese Formen erzeugen unter dem Einflusse von Berührungsreizen Stolonen an Stelle von Hydranthen, wenn sie in ruhigem Contact mit irgend einer festen Unterlage belassen werden.

Litteratur.

Loeb, J. *Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Thiere. I. und II. Würzburg. 1891 und 1892.*

Loeb, J. *On some facts and principles of physiologial morphology. Biol. Lect. Woods Holl. 1894.*

Peebles, Fl. *Experiments in Regeneration and in Grafting of Hydrozoa. Arch. f. Entw.-Mech. 10. Bd. 1900.*

11. Die Ueberreife der Eier.

Wenn Seeigel (Echinus microtuberculatus) durch ungünstige Witterungsverhältnisse an der rechtzeitigen Ablage der Geschlechtsproducte verhindert werden, so werden die zurückgehaltenen Keimzellen in ihrer Entwicklungsfähigkeit beeinträchtigt, und zwar sind es vor Allem die Eizellen, welche den als Ueberreife zu bezeichnenden Zustand der Schädigung erkennen lassen.

Die Erscheinungen, welche nach der Befruchtung an solchem überreifen Materiale sich einstellen, erinnern vielfach an jene, welche wir oben für die Seeigeleier unter dem Einflusse chemischer und thermischer Einwirkungen kennen gelernt haben. Es tritt sehr häufig Polyspermie ein. Das Plasma des Eis erscheint gelähmt. Es werden nach der Besamung keine Empfängnisshügel gebildet, und es hebt sich auch keine Dotterhaut ab. Dem zu Folge können auch noch später Spermatozoen in's Ei eintreten. An den Spermakernen ist anfangs keine Strahlung zu beobachten, die erst später auftritt. Von den Spermakernen wandeln sich jene, die nicht mit dem Eikern verschmelzen, in selbstständige Bläschen um, die sich zu Riesenkernen vereinigen können. Letztere theilen sich sodann, indem in ihrer Umgebung eine grosse Anzahl von Strahlungen auftritt. Auch die Durchfurchung des Eimaterials war in Folge der Lähmung des Plasmas behindert (Hertwig).

Von den Fröschen ist schon länger bekannt, dass die Weibchen gelegentlich die Eier, die schon in die Eileiter übergetreten sind, nicht ablegen, und dass dieses zurückgehaltene Eimaterial in seiner Entwicklungsfähigkeit geschädigt wird. Roux hat an verschiedenen Stellen seiner Arbeiten darauf hingewiesen, dass man am Ende der Laichperiode vielfach Material erhält, welches man nur mit Vorsicht zu Versuchen verwenden darf. Bekanntlich hat O. Hertwig einen Theil seiner Spina bifida-Embryonen aus derartig überreifem Eimateriale von Fröschen erzogen.

Wenn es sich bei überreifen Eiern um ein abnorm langes Verweilen im Mutterkörper handelt, so ist davon zu unterscheiden längeres Liegen der abgelegten Eier (ev. Spermatozoen) vor Eintritt der Befruchtung, ein die Entwicklung schädigender Factor, der neuerdings von Vernon zum Gegenstande besonderer Studien gemacht worden ist.

Litteratur.

Hertwig, O. *Experimentelle Studien am thierischen Ei. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 24. Bd. 1890.*

Hertwig, O. *Urmund und Spina bifida. Arch. f. Micr. Anat. 39. Bd. 1892.*

Vernon, H. M. *The Effect of Staleness of the Sexual-Cells on the Development of Echinoids. Proc. Roy. Soc. London. Vol. 65. 1899.*

II. Capitel.

Das Determinationsproblem.

Wir rechnen hierher den ganzen Kreis von Fragen, welche sich mit der Bestimmung der einzelnen Theile des Embryos für ihr späteres Schicksal beschäftigen. Es handelt sich demnach hier um den Ursprung, das Wesen und die Localisation der organbildenden Factoren — ein Gebiet, welches die Grundfragen der Entwicklungsgeschichte umfasst und, obgleich von verschiedenen Seiten in Angriff genommen, für uns noch immer sehr im Dunklen liegt. Das nächstfolgende Capitel, welches von den inneren Entwicklungsfactoren handelt, ist als directe Fortsetzung des vorliegenden zu betrachten.

Wir haben, der Vereinfachung der Darstellung halber, hier hauptsächlich jene Ermittlungen herangezogen, welche auf die Periode der embryonalen Entwicklung Bezug haben, und von den Thatsachen der Regeneration, Heteromorphose etc. abgesehen. Die letzteren sollen an anderer Stelle dieses Werkes zur Behandlung kommen.

1. Präformation und Epigenesis.

Die nächste bei einer systematischen Untersuchung der Entwicklungsursachen uns entgegentretende Frage ist die nach der Zeit der Entstehung und nach der Localisation der im Keime vorhandenen Anlagen. Wir verstehen unter Anlage jedes als geordnete Gruppe erkennbare oder doch vorzustellende System von Theilchen, welches vermöge besonderer Structureigenthümlichkeiten einen bestimmten Theil des ausgebildeten Zustandes hervorzubilden im Stande ist. Da sich der gesammte Körper des ausgebildeten Thieres aus dem befruchteten Ei entwickelt (um einstweilen nur die Form der Entwicklung aus specifischem Keimmaterial, d. h. aus dem befruchteten Ei, im Auge zu behalten), so muss sich naturgemäss jeder Theil des ausgebildeten Körpers auf gewisse Theilchen im befruchteten Ei zurückführen lassen (O. Hertwig). Die hier vorliegende Frage beschränkt sich also darauf, ob im befruchteten Ei für eine bestimmte Bildung des entwickelten Zustandes bereits eine bestimmte, als gesondertes System zu betrachtende und auf bestimmten Structuren beruhende Anlage vorhanden ist, oder ob eine solche sich erst im weiteren Verlaufe der Entwicklung ausbildet.

Wir werden also bezüglich der Zeit der Entstehung der Anlagen vor die Alternative gestellt, ob im befruchteten Ei für sämmtliche oder doch sehr viele am ausgebildeten Zustande erkennbaren gesonderten Bildungen bereits besondere, selbstständige Anlagen nachzuweisen sind (Präformation), oder ob dieselben in einer späteren Zeit der Entwicklung entstehen (Epigenesis). Im ersteren Falle müsste die Eizelle einen sehr complicirten Bau besitzen, einen Bau, der an Complication dem des ausgebildeten Zustandes nahekommt. Die ganze Entwicklung würde sich nicht als Production von Mannigfaltigkeit, sondern nur als ein Wahrnehmbarwerden derselben darstellen und wäre im Wesentlichen zu definiren als gesetzmässige Vertheilung des in der Eizelle vorhandenen Anlagematerials auf eine immer grösser werdende Zahl von Zellen und eine successive Activirung dieses Anlagematerials. Im anderen Falle könnten wir in der Eizelle nur eine beschränkte Zahl von Anlagen vermuthen und wären somit in der Lage, der Eizelle einen verhältnissmässig einfachen Bau zuzuschreiben, der weit hinter dem des ausgebildeten Zustandes zurücksteht. Die Entwicklung vollzieht sich dann unter wirklicher Production von Mannigfaltigkeit.

Hinsichtlich der Localisation der Anlagen hätten wir zu untersuchen, in welchem Theile der Eizelle die Anlagen vorhanden sind (ob etwa im Kern oder im Zellplasma), welche Lagerungsbeziehungen dieselben zu einander einnehmen, und welche Lageveränderungen sie im Verlaufe der Entwicklung erfahren.

Beide Fragen (die hinsichtlich der Zeit des Auftretens und hinsichtlich der Localisation der Anlagen) stehen in einer innigen Beziehung zu einander. Stellen wir uns auf den Standpunkt der Präformationslehre, so werden wir annehmen müssen, dass den verschiedenen Anlagen in der Eizelle bereits ganz bestimmte Lagerungsbeziehungen zu einander zukommen, welche zur Lagerung der Theile des ausgebildeten Organismus in bestimmten Beziehungen stehen. Es wird dann die Vertheilung der Anlagen der verschiedenen Theile des Embryos ein von Anfang an nach bestimmten Richtungen vor sich gehendes Geschehen sein müssen. Nehmen wir jedoch mit den Epigenetikern an, dass die Anlagen bestimmter Organe erst in späterer Zeit entstehen, so brauchten wir für die im befruchteten Ei vorhandenen Anlagen keine bestimmten, zu den Bildungen der späteren Zustände Bezug habenden Lagerungsbeziehungen anzunehmen, sondern wir könnten uns vorstellen, dass erst in späteren Stadien, vielleicht durch anfangs zufällige Gruppirung der Theile oder durch den Einfluss äusserer Agentien, eine bestimmte Ordnung in das entwicklungsgeschichtliche Geschehen eingeführt werde.

Wenn wir, vom Standpunkte der Präformationslehre ausgehend, annehmen, dass die Entwicklung im Wesentlichen in einer gesetzmässigen Vertheilung und Activirung des in der befruchteten Eizelle vorhandenen Anlagematerials besteht, so werden wir für die Entwicklung der einzelnen Theile des Embryos einen hohen Grad von Selbstständigkeit voraussetzen dürfen. Denn das weitere Schicksal derselben wird ja durch den ihnen überkommenen Theil des Anlagematerials bestimmt. In diesem Falle beruht die Entwicklung der einzelnen Theile des Embryos im Wesentlichen auf Selbstdifferenzirung, d. h. die zur Erzielung eines bestimmten, typisch gestalteten Resultates dienenden Kräfte sind in diesem Theile selbst

vorhanden, während den von aussen aufgenommenen Energieen keine das typische Resultat irgendwie bestimmende Wirksamkeit zukommt. Der Gesammtembryo besteht dann aus einzelnen Theilen, die sich unabhängig von einander weiterbilden. Die Entwicklung ist Mosaikarbeit.

Im anderen Falle, wenn die Entwicklung auf Epigenesis beruhen sollte, so würden wir zu der Annahme genöthigt sein, dass die Entstehung neuer Anlagen im Wesentlichen auf ein Zusammenwirken der verschiedenen Theile des Eis zurückzuführen sei. Wir müssten dann den Wechselbeziehungen (Correlationen) der einzelnen Theile des Eis auf einander einen wesentlichen gestaltenden Einfluss zuschreiben und die Entstehung neuer Differenzirungen auf eine Einwirkung, die das Ganze des Embryos auf seine einzelnen Theile ausübt, zurückführen. Die Entstehung einzelner Theile des Embryos wäre dann abhängige oder correlative Differenzirung.

Es ist das Verdienst von Roux, in seinem Programmartikel diese beiden Alternativen klar aus einander gehalten zu haben. Roux hat daselbst auch die Möglichkeit in's Auge gefasst, dass beide Principien gemeinsam an der Entwicklung betheiligt seien, und es als die Aufgabe weiterer Untersuchungen hingestellt, den Antheil, welchen die Selbstdifferenzirung und die correlative Differenzirung an der Entwicklung haben, durch exacte Untersuchungen festzustellen.

Litteratur.

Roux, W. *Einleitung zu den Beiträgen zur Entwicklungsmechanik des Embryo. Zeitschr. f. Biologie. 21. Bd. 1885. Gesammelte Abhandlungen II. No. 13.*

2. Aeltere Theorieen der Entwicklung.

Die vorliegende Frage hat die Forscher des 18. und 19. Jahrhunderts bereits unausgesetzt beschäftigt. Sie bildet den hauptsächlichsten Theil dessen, was man als Theorie der Entwicklung und im weiteren Sinne als Theorie der Vererbung bezeichnet.

Die Theorie der Vererbung umfasst jene Lehren, welche sich mit der Uebertragung der Qualitäten von den Eltern auf die Nachkommen beschäftigen. Die Theorie der Entwicklung dagegen beschäftigt sich nur mit einem Theil dieser geheimnissvollen Erscheinung, nämlich mit der Entstehung dieser Qualitäten aus dem von den Eltern gelieferten Keimmateriale.

Es ist nicht unsere Absicht, auf die Geschichte dieser Theorieen hier näher einzugehen. Es sei nur daran erinnert, dass im 17. und 18. Jahrhundert die hervorragendsten Physiologen und Biologen als Vertreter der Evolutionslehre oder Präformationslehre sich bekannten (Swammerdam, Malpighi, Leeuwenhoek, Haller, Bonnet, Spallanzani). Von den Beobachtungen über die Entwicklung des Schmetterlings in der Puppe und der Pflanzenblüthe in der Knospe ausgehend stellten sie den Satz auf: die Entwicklung sei nur die Entfaltung bereits vorhandener Theilchen, welche in der Eizelle (resp. in der Samenzelle) wegen ihrer Kleinheit und Durchsichtigkeit unserer Wahrnehmung unzugänglich sind. Es gibt kein Werden, — alle Theile sind im Ei bereits vorhanden und von Anfang an geschaffen. Diese Lehre, welche mit der damals herrschenden Anschauung von der Constanz

der Arten in Uebereinstimmung stand, hat den Terminus „Entwicklung“ oder „Evolution“ geschaffen, welche Worte ja das Auseinanderfalten eines im zusammengewickelten Zustande vorhandenen Gebildes andeuten. Ihr trat 1759 CASPAR FR. WOLFF in seiner „Theoria generationis“ als Epigenetiker entgegen, welcher, auf eine genaue Untersuchung der Hühnchenentwicklung gestützt, die Behauptung aufstellte, der Keim sei anfangs nur ein unorganisirter Stoff, welcher sich im Laufe der Entwicklung allmählich organisire. Die Organe des Embryos werden thatsächlich neu producirt. In jenen ersten Stadien, in denen man von Organbildungen nichts wahrnehmen kann, ist auch in Wirklichkeit nichts davon vorhanden.

Mit der fortschreitenden Erkenntniss der Entwicklungsprocesse gewann die Theorie der Epigenesis immer mehr an Boden. Sie wurde bald zur herrschenden Lehre. 1853 schrieb LEUCKART in seinem berühmten Artikel „Zeugung“: „Unsere Kenntnisse von der Entwicklung des Embryo wie von der Bildung der Zeugungsstoffe lassen nur e i n e Deutung zu, und diese ist im Sinne der Epigenese. Es kann keinem ferneren Zweifel unterliegen: der Embryo ist das Product einer Neubildung, die an die Zeugungsstoffe anknüpft.“ Und noch 1872 bezeichnete HAECKEL (Anthropogenie) den Embryo des Menschen im sog. Monerulastadium (nach der vermeintlichen Auflösung des Keimbläschens) als „eine ganz gleichartige, structurlose Masse“, ein „einfaches Kügelchen von Urschleim“. Auch für GOETTE (1875) ist das Ei der Unke ein durch Umwandlung einer oder mehrerer Keimzellen hervorgegangenes Product, welches als eine unorganisirte, nicht lebende Masse betrachtet werden muss.

3. Das Princip der organbildenden Keimbezirke.

Eine gewisse Aenderung in diesen Anschauungen machte sich als Folge der Anwendung der Zellenlehre auf die ersten Entwicklungsvorgänge und specieller hierauf gerichteter Untersuchungen geltend. Man erkannte in der Ei- und Samenzelle Elemente von hochcomplicirter Zusammensetzung, welche durch einen besonderen Reifeprocess für die bei der Zeugung vor sich gehende Vereinigung ihrer Kernsubstanzen vorbereitet worden waren. Ueberhaupt war die Erkenntniss von dem complicirten Bau der Zelle und den merkwürdigen Vorgängen der indirecten Kerntheilung für den Ausbau der Entwicklungstheorieen von erheblicher Bedeutung.

Andererseits bahnten auch gewisse Untersuchungen der ersten Entwicklungsstadien der Thiere eine Aenderung der Anschauungen an. Man ersah, dass bei vielen Wirbellosen durch die primäre Eiaxe, deren Pole als animaler und vegetativer bezeichnet wurden, bereits eine bestimmte Richtung des Embryos gekennzeichnet sei, dass in der Furchung eine sehr gesetzmässige, auf die später erkennbaren Organbildungen Bezug habende Zerlegung des Eimaterials gegeben sei, dass ein sog. Morulastadium, bestehend aus einem Aggregat regellos zusammengedrängter, gleichartiger Blastomeren, in allen genauer untersuchten Fällen stets vermisst werde, und dass schon im Stadium der Blastula an den einzelnen dieselbe zusammensetzenden Zellen feinere Differenzen zu erkennen seien, woraus auf eine Beziehung derselben zu später daraus hervorgehenden Organanlagen zu schliessen sei. Die nach dieser Richtung sich mehrenden

Beobachtungen schienen geeignet, dem von His für die Entwicklung der Wirbelthiere aufgestellten Principe der organbildenden Keimbezirke eine allgemeine Geltung zu verschaffen.

Das Princip der organbildenden Keimbezirke von His besagt, dass jedes aus der Keimscheibe des Wirbelthierembryos hervorgehende Organ in irgend einem räumlich bestimmten Bezirk der flachen Scheibe seine vorgebildete Anlage habe, und dass man auf dem Wege rückläufiger Verfolgung dahin komme, auch in der Periode unvollkommener oder mangelnder Gliederung den Ort jeder Anlage räumlich zu bestimmen; ja, wenn wir consequent sein wollen, haben wir diese Bestimmung auch auf das befruchtete und selbst auf das unbefruchtete Ei auszudehnen.

Man war auf diesem Wege allmählich zur Präformationstheorie zurückgeführt worden.

Litteratur.

His, W. *Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung. Leipzig. 1874.*

4. Die Lehre von der Isotropie des Eiplasmas.

Das Princip der organbildenden Keimbezirke wurde zuerst durch die oben (p. 13) erwähnten Versuche von Pflüger an dem in Zwangslage gehaltenen Froschei erschüttert. Unter gewöhnlichen Verhältnissen richtet sich die schwarz pigmentirte animale Hälfte des Froscheis, welche aus leichterer Substanz besteht, stets nach oben, während der hellgelbe vegetative Pol nach unten gerichtet erscheint. Wenn man Froscheier in Zwangslage hält, so dass die Eiaxe einen beliebigen Winkel mit der Verticalen bildet, so steht auch in diesem Falle die erste Furchungsebene stets senkrecht, und es kann daher der Fall eintreten, dass von den beiden Blastomeren die eine vorwiegend aus dunkel gefärbter und die andere aus heller Substanz zu bestehen scheint. Pflüger glaubte durch die Zwangslage die Drehung des Ei-Inhaltes verhindert zu haben, was nach den Untersuchungen von Born allerdings nur für die Eirinde zutrifft (vgl. p. 14). Immerhin war man nach diesen Versuchen berechtigt, zu behaupten, dass jede der nun gebildeten Halbkugeln aus anderen Substanzen besteht als bei normaler Lagerung. Die Entwicklung schreitet demungeachtet normal fort, und es entsteht ein Embryo, welcher oft noch zur Zeit des Auftretens der Medullarwülste erkennen lässt, dass seine eine Körperhälfte dunkler als die andere gefärbt ist.

Das Princip der organbildenden Keimbezirke schien durch diese Versuche widerlegt zu sein. Soweit der protoplasmatische Leib der Eizelle in Frage kam, musste man anerkennen, dass derselbe nicht ein System von bestimmt angeordneten Anlagen darstellt, welche in gesetzmässiger Beziehung zu dem daraus hervorgehenden Embryo stehen. Der Leib der Eizelle ist nicht in der Weise organisirt, dass nur aus einem bestimmten Theile desselben ein bestimmtes Organ des Embryos hervorgehen kann. Alle Theile des Eiplasmas erscheinen für die Ausbildung der später entstehenden Organe als gleichwerthig. Pflüger stellte daher dem Princip der organbildenden Keimbezirke die Lehre von der Isotropie des Eis gegenüber, welche später hauptsächlich durch Versuche von O. und R. Hertwig, Roux, Driesch.

Boveri u. A. gestützt wurde. Es zeigte sich, dass man dem Protoplasma der Eizelle mancher Formen (z. B. der Amphibien und der Echiniden) erhebliche Theile wegnehmen kann, ohne dass hierdurch ein Defect an dem später resultirenden Embryo erzeugt würde.

Dagegen könnte allerdings der erste Furchungskern ein derartiges bestimmt organisirtes und auf die Hervorbildung des Embryos Bezug habendes Anlagesystem enthalten, — eine Ansicht, die hauptsächlich von Weismann und Roux vertreten wird. Dann könnte an die Stelle des His'schen Grundsatzes das Princip organbildender Kernbezirke treten.

Es muss erwähnt werden, dass die Lehre von der Isotropie des Eiplasmas nicht auf alle Formen in gleicher Weise anwendbar ist. Wir kennen Formen (z. B. die Gastropodenform Ilyanassa: vgl. unten), bei denen eine ganz bestimmte Beziehung gewisser Parthien des Eiplasmas zu bestimmten Organbildungen nachgewiesen ist. Auch bei den übrigen Formen, ja wohl bei sämmtlichen Eiern ist dies Princip cum grano salis zu verstehen, und besagt dasselbe nur, dass die einzelnen Plasmatheilchen sich im Rahmen einer gegebenen und nach Dérangements (bei vielen Formen) mit grösserer oder geringerer Leichtigkeit wieder herstellbaren Structur unter einander vertreten können. Das Vorhandensein einer derartigen die Entwicklung beherrschenden Anfangs- oder Ausgangsstructur der Eizelle, welche sich vielfach als polare Differenzirung des Eiplasmas durch die Anordnung verschiedenartiger Substanzen (telolecithale Anordnung der Dottersubstanzen) und durch die excentrische Lage des Kerns kenntlich macht, in anderen Fällen durch die Gestalt der Eizelle gekennzeichnet ist (bilateral geformte Eier der Insecten und Cephalopoden) und in wieder anderen Fällen nur aus Experimenten zu erschliessen ist, in welchen Fällen man ein polares Gerichtetsein der kleinsten Theilchen supponirt hat, gehört zu den fundamentalen Thatsachen des uns hier beschäftigenden Gebietes. Wenngleich sämmtliche Theilchen des Eiplasmas gleichwerthig sind, so lässt die Eizelle doch differente Regionen (localisirte Formbildungsbezirke) erkennen, welche für das Auftreten der ersten Differenzirungsvorgänge von Bedeutung sind. Man hat mehrfach bei jenen Eiern, deren Plasma keine sichtbare polare Differenzirung erkennen lässt (z. B. das gewisser Echinodermen), das hier zu erschliessende Gerichtetsein der Theilchen mit den Verhältnissen eines Magnetes verglichen.

Litteratur.

Born, G. *Ueber den Einfluss der Schwere auf das Froschei. Arch. f. Micr. Anat. 24. Bd. 1885.*

Driesch, H. *Entwicklungsmechanische Studien. Der Werth der beiden ersten Furchungszellen in der Echinodermenentwicklung. Experimentelle Erzeugung von Theil- und Doppelbildungen. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 53. Bd. 1891.*

Driesch, H. *Betrachtungen über die Organisation des Eis und ihre Genese. Arch. f. Entw.-Mech. 4. Bd. 1896.*

Driesch, H. *Die Localisation morphogenetischer Vorgänge. Ein Beweis vitalistischen Geschehens. Arch. f. Entw.-Mech. 8. Bd. 1899.*

Hertwig, O. *Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eis. Jen. Zeitschr. 18. Bd. 1885.*

Hertwig, O. *Welchen Einfluss übt die Schwerkraft auf die Theilung der Zellen? Jen. Zeitschr. 18. Bd. 1885.*

Hertwig, O. u. **R.** *Ueber den Befruchtungs- und Theilungsvorgang des thierischen Eis unter dem Einflusse äusserer Agentien.* Jena. 1887.

Pflüger, E. *Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Theilung der Zellen.* Arch. f. d. ges. Physiologie. 31. Bd. 1883.

Pflüger, E. *Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Theilung der Zellen und auf die Entwicklung des Embryo.* Arch. f. d. ges. Physiologie. 32. Bd. 1883.

Pflüger, E. *Die Bastardzeugung bei den Batrachiern.* Arch. f. d. ges. Physiol. 29. Bd.

Roux, W. *Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo. No. 1. Zur Orientirung über einige Probleme der embryonalen Entwicklung.* Zeitschr. f. Biologie. 21. Bd. 1885. *Gesammelte Abhandlungen II. No. 18.*

5. Ueber die Bedeutung des Furchungstypus für die Herstellung gesonderter Anlagen oder Anlagencomplexe des Embryos.

Bevor wir auf die specielleren Untersuchungen bezüglich des Determinationsproblems näher eingehen, wird es gut sein, die Frage zu behandeln, ob die Furchung, durch welche die Substanz der Ei-

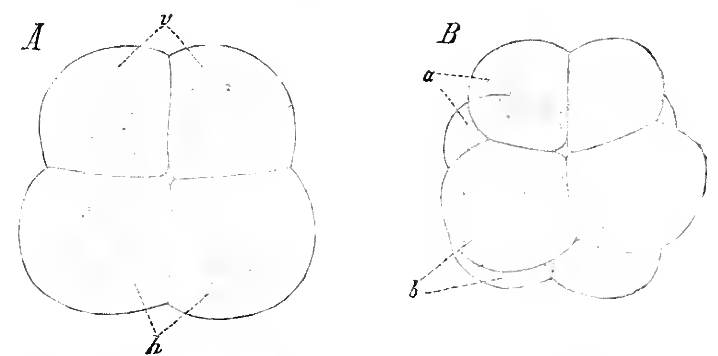


Fig. 23. Zwei Furchungsstadien von Clavellina (nach SEELIGER).
A vierzelliges Stadium in der Ansicht von oben. Die beiden kleineren Zellen *v* sollen dem hinteren, die grösseren *h* dem vorderen Körperende entsprechen.
B Seitenansicht des achtzelligen Stadiums. *a* Blastomeren der animalen, *b* Blastomeren der vegetativen Hälfte.

zelle in mehrere gesonderte Stücke (Blastomeren) zerlegt wird, in gesetzmässigen, causalen Beziehungen zu den später am Embryo hervortretenden Differenzirungen steht. Eine Reihe von Angaben der descriptiven Entwicklungsgeschichte schien auf das Vorhandensein derartiger Beziehungen hinzuweisen. Es zeigte sich nämlich, dass vielfach als Resultat der Furchung nicht etwa ein ungeordneter Haufen gleichartiger Zellen gebildet wird, in welchem erst später eine regelmässige (z. B. bilateral-symmetrische) Vertheilung der Elemente Platz greift, sondern dass die Theilungsrichtung von Anfang an in einer für jede einzelne Art ganz bestimmten Weise fixirt ist und bestimmte Beziehungen zu den Axen und Hauptrichtungen des sich entwickelnden Embryos aufweist. So ist z. B. schon im ungefurchten Ctenophorenei die Richtung der späteren Hauptaxe durch die Lage des Furchungskernes gekennzeichnet. Die beiden ersten Furchen sind meridionale, und zwar entspricht nach CHUN die erste Furche der Magenebene und die zweite der Tentakelebene. Je eine der so gebildeten vier Furchungskugeln entspricht einem

späteren Quadranten des Embryos (vgl. Spec. Theil. p. 88 und 89, Fig. 65.

Eine ähnliche Gesetzmässigkeit tritt uns bei der Furchung der Ascidien entgegen. Auch hier sind die beiden ersten auftretenden Furchen Meridionalfurchen (Fig. 23). Die erste entspricht, wie wir durch Seeliger, dessen Angabe später von Anderen bestätigt wurde. wissen, der späteren Medianebene des Embryos. Durch die zweite Furche, welche auf die erste senkrecht steht, werden zwei etwas grössere Zellen von einem etwas kleineren Paare abgetrennt. Das grössere Paar soll nach van Beneden und Julin, denen Castle beistimmt, der späteren vorderen Körperhälfte des Embryos entsprechen.

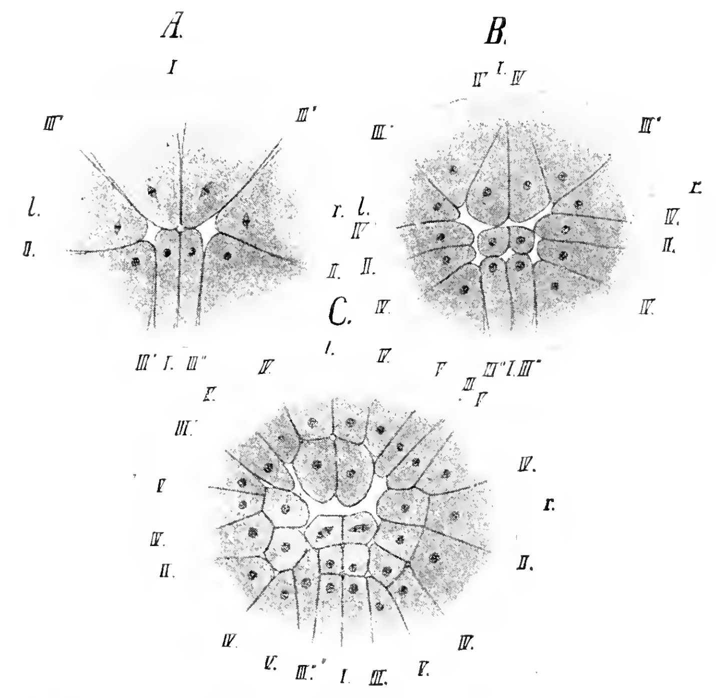


Fig. 24. A—C Keimscheiben von Sepia officinalis (nach Vialleton), den strengen Bilateraltypus der Furchung zeigend.

Die zweite Furche trennt somit den vorderen Körperabschnitt von der hinteren Hälfte, welche aus den beiden kleineren Zellen gebildet wird (vgl. Spec. Th. p. 1270, Fig. 737).

Derartige Beziehungen zwischen dem Furchungsbilde und den Differenzirungen des Embryos finden sich bei vielen, ja den meisten Formen. So ist z. B. die Furchung der Cephalopoden streng bilateral-symmetrisch (Fig. 24), und entspricht die erste Furche der Medianebene des Embryos. Dass hier keine allgemeine, sämmtliche Formen umfassende Gesetzmässigkeit vorliegt, geht schon aus der Thatsache hervor, dass der Furchungstypus bei verschiedenen, oft nahe verwandten Thieren ein sehr verschiedener ist; ja, bei manchen Formen fehlt überhaupt jede Gesetzmässigkeit in der Anordnung der

Blastomere. So beschreibt METSCHNIKOFF für die Meduse Oceania armata eine förmliche Blastomerenanarchie (Fig. 25), indem hier die Furchungskugeln sich derartig auflockern, dass sie einander oft nur mehr in einem Punkte berühren und keinerlei gesetzmässige Anordnung zu erkennen ist. Das Gleiche ist bei den Süsswasserplanarien (Dendrocoelum) der Fall, bei welchen die Blastomere von einander getrennt regellos angeordnet, in einer Nährsubstanz eingebettet liegen (Spec. Th. p. 111, Fig. 84).

Andererseits haben neuere Untersuchungen wahrscheinlich gemacht, dass bei gewissen Formen eine bestimmte Beziehung zwischen dem Furchungsbilde und den Hauptrichtungen des Embryos überhaupt nicht existirt. So sollen nach den Untersuchungen von CLAPP

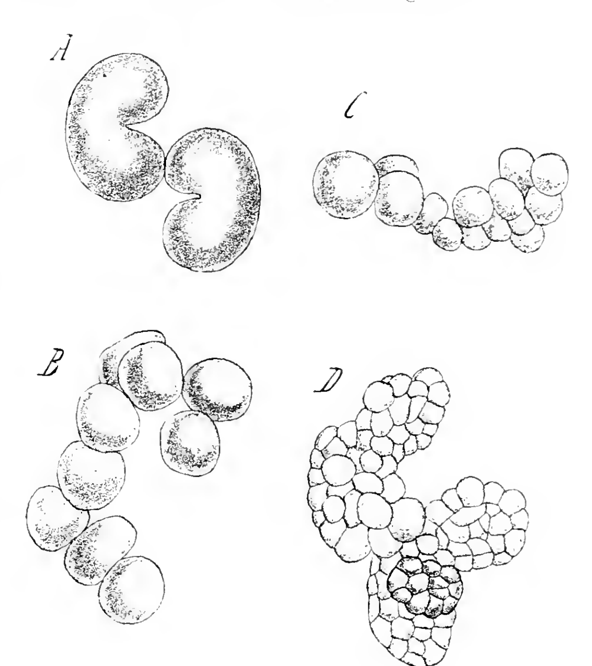


Fig. 25. Entwicklungsstadien von Oceania armata nach METSCHNIKOFF. *A* Uebergang vom zweizelligen zum vierzelligen Stadium. *B* Stadium mit 9 Blastomeren. *C* späteres Furchungsstadium. *D* gelappte Blastula, durch Theilung mehrere Blastulae liefernd.

an Batrachus und von MORGAN an Ctenolabrus und Serranus, obgleich bei den Furchungsstadien dieser Teleostier vielfach eine bilateral-symmetrische Anordnung der Blastomeren zu erkennen ist, doch durchaus keine Beziehungen derselben zur Medianebene des späteren Embryos vorhanden sein, indem die Medianebene des Embryos unter beliebigen Winkeln zur Ebene der ersten Furche stehen kann.

Für das Froschei haben PFLÜGER und ROUX (in Uebereinstimmung mit älteren Beobachtungen von NEWPORT) auf experimentellem Wege den Nachweis geliefert, dass im Allgemeinen die erste auftretende Furche der späteren Medianebene des Embryos entspricht, und ROUX nimmt an, dass die Entscheidung über diese Richtung durch die Copulation des Samenkerns und des Eikerns getroffen wird, indem die Medianebene in der Copulationsrichtung verläuft. Hierdurch ist auch über die Lage der Kopf- und Schwanzseite des Embryos

entschieden, indem diejenige Hälfte des Eis, welche der männliche Kern bis zur Copulation durchläuft, zur caudalen Hälfte des Embryo wird, während aus der entgegengesetzten Eihälfte die cephale Hälfte des Embryos hervorgeht. Bei Rana esculenta entspricht die höchste Stelle des in der Ansicht von oben sichtbaren weissen Halbmondes (vgl. Fig. 26 *B*) der späteren cephalen Seite des Embryos.

Diese Angaben sind von O. Hertwig auf Grund von Befunden, die er bei Versuchen über Furchung unter Pressung erhielt, einigermaassen angezweifelt worden. Er fand in diesen Fällen keine bestimmte Beziehung zwischen der Lage der ersten Furchen und der späteren Medianebene, und in ähnlicher Weise konnte sich auch Born bei Versuchen mit Pressung der Eier zwischen horizontalen Platten nicht von dem Vorhandensein solcher Beziehungen überzeugen. Wir sind nicht in der Lage, uns über diese abweichenden Angaben ein bestimmtes Urtheil zu bilden, möchten aber annehmen, dass bei normaler, unbeeinflusster Entwicklung die von Pflüger und Roux angenommenen Beziehungen thatsächlich vorhanden sind. Es wäre möglich, dass bei abnorm sich entwickelnden Eiern (in

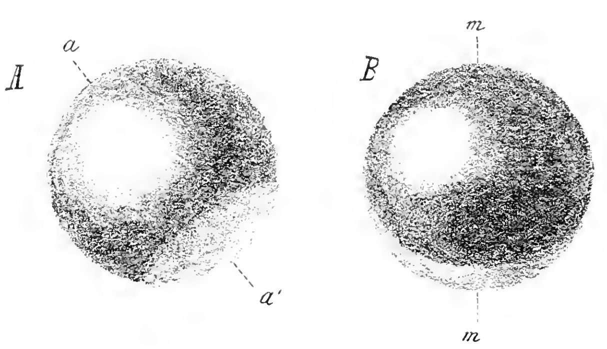


Fig. 26. Schematische Darstellung des Eis von Rana esculenta. *A* in seitlicher, *B* in der Ansicht von oben. *aa'* Eiaxe, *mm* Medianebene.

Zwangslage, unter Pressung oder bei überreifen Eiern, wo häufig ganz regellose Furchungsstadien vorkommen) derartige Beziehungen ebenfalls bestehen, aber bisher nicht erkannt werden konnten. Es ist hier darauf hinzuweisen, dass es trotz Zwangslage oder Pressung sehr schwer zu sein scheint, eine Rotation der Eier innerhalb ihrer Hüllen vollkommen auszuschliessen. Sollte jedoch bei diesen Eiern thatsächlich jede Beziehung zwischen der Richtung der ersten Furchen und den Hauptrichtungen des Embryos fehlen, so könnte dies auf zweifache Weise erklärt werden. Man könnte annehmen, dass in diesen Fällen thatsächlich über die Lage der Medianebene erst in späteren Stadien entschieden wird, indem im bereits abgefurchten Embryo erst eine bilateral-symmetrische Vertheilung der Massen auf irgend welche Weise inducirt wird, oder aber dass eine derartige Massenvertheilung zwar von Anfang an vorhanden, aber in diesen Fällen auf die Furchung ohne Einfluss ist, weil hier der Furchungstypus durch mächtigere Factoren in eine andere Richtung geleitet wird. Vor der gleichen Alternative stehen wir auch bei den oben genannten Formen (Oceania, Dendrocoelum, Teleostier). O. Schultze nimmt (im Gegensatze zu Roux) an, dass die bilaterale Symmetrie schon im unbefruchteten Froschei normirt sei.

Ueber die Beziehungen der beiden ersten Furchungsebenen zu den Richtungen des Embryos hat neuerdings Kopsch bedeutungsvolle Untersuchungen veröffentlicht. Bezüglich der ersten Furchungsebene konnte er

die Auffassung von ROUX in so weit bestätigen, als thatsächlich eine gewisse, aber nicht genau zutreffende Coincidenz mit der Medianebene zu erkennen ist. Dagegen weicht er hinsichtlich der Deutung der Beziehungen der zweiten Furchungsebene von ROUX ab. Nach KOPSCH hat dieselbe einen schrägen, von caudal oben nach cranial unten gerichteten Verlauf.

Hinsichtlich der Beantwortung der Frage, ob der Furchungstypus in ursächlichem Verhältniss zur späteren Gestaltung des Embryos steht, müssen wir uns vor Augen halten, dass dies nur dann der Fall wäre, wenn jene Massenvertheilung, von welcher die Differenzirungen am Embryo abhängen, erst durch die Furchung selbst gesetzt würde, wenn z. B. durch die Ausbildung der ersten Furche die bilateral-symmetrische Vertheilung der Substanzen des Eis erzeugt würde. Wir wollen bei unserer Betrachtung vorläufig von der hypothetischen Vertheilung der Substanzen in den Zellkernen absehen. In so weit die Substanzen des Leibes der Eizelle in Frage kommen, lehrt die Beobachtung, dass jene gesetzmässige Vertheilung derselben, von welcher, wie wir annehmen dürfen, die späteren Differenzirungen des Embryos in gewissem Sinne abhängig sind (z. B. die bilateral-symmetrische Massenanordnung), vielfach schon im ungefurchten Ei vorhanden ist und nicht erst durch die Furchung hervorgerufen wird, ebenso wenig wie etwa die Vertheilung von Rosinen in einem Kuchen dadurch geändert wird, dass man denselben in Stücke schneidet, vorausgesetzt, dass nicht die Lage der Theilstücke zu einander nachträglich eine Aenderung erfährt. So ist z. B. am langgestreckten Insectenei das Kopf- und Schwanzende des Embryos, die Bauch- und Rückenseite, das Rechts und Links schon durch die Gestalt des ungefurchten Eis gegeben (vgl. Spec. Theil p. 762 u. 763, Fig. 471). Das Gleiche gilt für das Cephalopodenei (vgl. Spec. Theil p. 1098, Fig. 646). In vielen anderen Fällen ist bei kugelförmigen Eiern die Vertheilung verschiedener Substanzen (vor Allem des Nahrungsdotters) für diese Verhältnisse maassgebend. So ist z. B. im Froschei eine bestimmte Richtung (wie man glaubte, die Dorsoventralaxe; vgl. dagegen KOPSCH p. 90) durch die Vertheilung des specifisch schwereren Nahrungsdotters und des leichteren Bildungsdotters nach den Gesetzen der Schwere bestimmt, während die bilateral-symmetrische Anordnung der Substanzen des Eis und die Entscheidung über Vorn und Hinten, wie oben erwähnt wurde (p. 89), nach ROUX erst durch die Befruchtung gegeben wird. Wir werden auf diese Verhältnisse noch unten in einem Capitel „Ueber die Bestimmung der Richtung der ersten Furche" ausführlich zurückkommen.

Eine gewisse Bedeutung für die vorliegende Frage haben die Versuche über Furchung unter Pressung. Wenn man Eier, die sich furchen, zwischen Glasplatten presst, so gelingt es, den Furchungstypus abzuändern (Fig. 27). Nichtsdestoweniger sind die späteren Stadien vollkommen normal. Diese Versuche — auf die wir noch später ausführlich zurückzukommen haben — scheinen darauf hinzudeuten, dass der Furchungstypus für die Ausbildung des Embryos mehr oder weniger gleichgültig ist. Es ist dies darauf zurückzuführen, dass zwar durch die Pressung die Gestalt des Eis verändert und dadurch der Furchungstypus beeinflusst wird, dass aber die Vertheilung der Substanzen im Inneren der Eizelle, von welcher die Axenverhältnisse des Embryos bestimmt werden, durch die Pressung keine wesentliche Veränderung erleidet.

Von noch grösserer Bedeutung für die vorliegende Frage sind die Erfahrungen am Echinidenei, welches normaler Weise einen sehr ausgeprägten, durch gesetzmässige Anordnung und Grössenverhältnisse der Blastomeren characterisirten Furchungstypus besitzt. Man kann durch Wärmeeinwirkung (vgl. p. 21), veränderte Salinität des umgebenden Mediums (vgl. p. 71 ff.) diesen Furchungstypus wesentlich verändern; man kann z. B. die Ausbildung der Micromeren ganz unterdrücken etc., oder man kann durch Schütteln die Blastomeren in abnormer Weise gegen einander verlagern, ohne dass dadurch die spätere, auf das Blastulastadium folgende Entwicklung irgendwie gestört wäre. Wir werden später sehen, dass die Zellen des Blastulastadiums ihren entwicklungsmechanischen Fähigkeiten nach einander gleichwerthig erscheinen, dass sie vertauschbar sind. Hier hat demnach der Furchungstypus auf die Entstehung von Differenzirungen keinen Einfluss. Driesch ist geneigt, diesem Resultate eine allgemeinere Geltung zuzuschreiben.

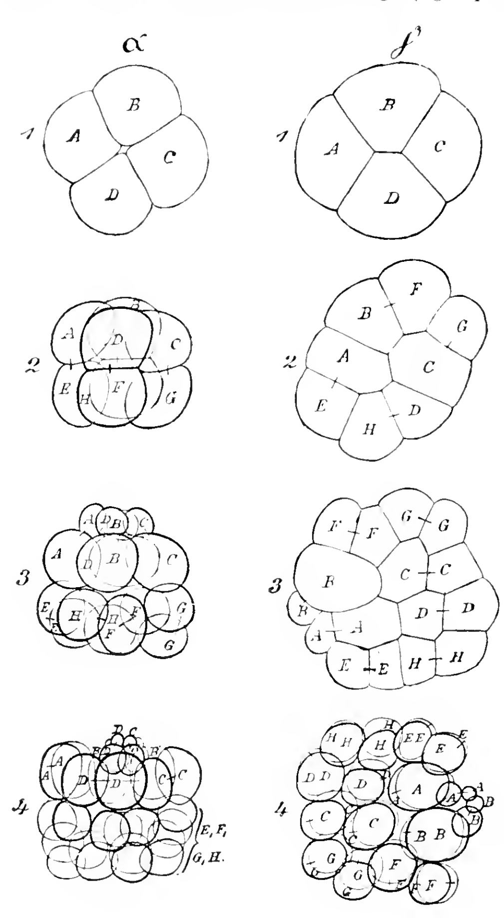


Fig. 27. α (1—4 links) normale Furchung von Echinus microtuberculatus.
γ (1—4 rechts) Furchung unter Pressung, welche erst nach dem 16zelligen Stadium (also nach Fig. 3) aufgehoben wurde (nach Driesch, aus O. Hertwig, Die Zelle).

Es ist aber nicht zu leugnen, dass in vielen anderen Fällen durch die Furchung Veränderungen und Complicationen geschaffen werden, welche als Differenzirungsursachen angesehen werden müssen. Durch die Furchung wird zunächst das Chromatin, welches sich an Masse ausserordentlich vermehrt, im Eiraume vertheilt und in die mannigfachsten Beziehungen zu den Substanzen des Eiplasmas gebracht. Auch die letzteren behalten ihre ursprünglichen Lagerungsbeziehungen vielfach nicht bei. So hat vor Allem Conklin auf Protoplasmabewegungen während der Furchung als Differenzirungsursache hingewiesen, und E. B. Wilson, Jennings sowie Conklin haben in dem Furchungstypus der Anneliden und Mollusken einen Process von entschieden determinirendem Character erblickt. E. B. Wilson hat die Furchung dieser Formen als „sichtbare Mosaikarbeit“ bezeichnet.

Wir werden vielleicht mit Recht annehmen dürfen, dass die verschiedenen Formen sich nach dieser Hinsicht nicht gleich verhalten. Im einen Falle (Echiniden) wird durch die Furchung ein Material von mehr gleichartigen Zellen erzeugt, die sich noch mit Leichtigkeit gegenseitig vertreten können, während in anderen Fällen (Anneliden, Gastropoden) schon während der Furchung Differenzirungsprocesse einsetzen, durch welche den einzelnen Zellen ein bestimmter Character zuertheilt wird, der nur mehr schwer oder gar nicht zu verwischen ist.

Litteratur.

Conklin, E. G. *Cleavage and Differentiation. Biol. Lect. Woods Hall (1896). Boston. 1898.*

Conklin, E. G. *Protoplasmic Movement as a Factor of Differentiation. Biol. Lect. Woods Hall (1898). Boston. 1899.*

Crampton, H. E. *Experimental Studies of Gastropod Development. Arch. f. Entw.-Mech. 3. Bd. 1896. Mit einem Appendix von E. B. Wilson.*

Child, C. M. *A preliminary Account of the Cleavage of Arenicola cristata, with remarks on the Mosaic Theory. Zool. Bull. 1. Bd. 1897.*

Driesch, H. *Analytische Theorie der organischen Entwicklung. Leipzig. 1894.*

Driesch, H. *Betrachtungen über die Organisation des Eis und ihre Genese. Arch. f. Entw.-Mech. 4. Bd. 1896.*

Driesch, H. *Resultate und Probleme der Entwicklungsphysiologie der Thiere. in: Merkel-Bonnet, Ergebnisse der Anat. u. Entw. 8. Bd. 1899.*

Hertwig, O. *Ueber den Werth der ersten Furchungszellen für die Organbildung des Embryo. Arch. f. Micr. Anat. 42. Bd. 1893.*

Jennings, H. S. *The early development of Asplanchna etc. Bull. Mus. Harvard. Coll. 30. Bd. 1896.*

Kopsch, F. *Ueber das Verhältniss der embryonalen Axen zu den drei ersten Furchungsebenen beim Frosch. Intern. Monatsschr. f. Anat. Physiol. 17. Bd. 1900.*

Morgan, T. H. *The formation of the Fish-Embryo. Journ. of Morphology. 10. Bd. 1895.*

Roux, W. *Ueber die Bestimmung der Hauptrichtungen des Froschembryo im Ei und über die erste Theilung des Froscheis. Bresl. ärztl. Zeitschr. 1885. Ges. Abh. No. 20.*

Roux, W. *Die Bestimmung der Medianebene des Froschembryo durch die Copulationsrichtung des Eikernes und des Spermakernes. Arch. f. Micr. Anat. 29. Bd. 1887. Ges. Abh. No. 21.*

Roux, W. *Berichtigung zu O. Schultze's Arbeit: Ueber das erste Auftreten der bilat. Symmetrie etc. Arch. f. Entw.-Mech. 9. Bd. 1900.*

Schultze, O. *Ueber das erste Auftreten der bilateralen Symmetrie im Verlaufe der Entwicklung. Arch. f. Micr. Anat. 55. Bd. 1899.*

Wilson, E. B. *Amphioxus and the Mosaic-Theory of Development. Journ. Morph. 8. Bd. 1893.*

Wilson, E. B. *On Cleavage and Mosaic-Work. Appendix to Crampton. Arch. f. Entw.-Mech. 3. Bd. 1896.*

6. Fragestellung.

Wenn wir jetzt dem Determinationsprobleme näher treten, so stehen wir nach dem eingangs (p. 81 ff.) Gesagten eigentlich vor folgenden Fragen:

Existiren bereits im Ei zu Beginn der Entwicklung gesonderte, selbstständige Anlagen, welche sich unabhängig von den übrigen Parthien des Eis zu bestimmten Bildungen des Embryos entwickeln?

Und wenn, wie sind diese Anlagen entstanden? Können derartige Anlagen auch noch später auftreten? Oder:

Entwickeln sich die verschiedenen Bildungen des Embryos niemals selbstständig, sondern stets in Abhängigkeit von den übrigen Parthien desselben? In diesem Falle hätten wir einen beständigen, geheimnissvollen Einfluss des Ganzen auf seine einzelnen Theile zu statuiren. Oder:

Participiren beide Bildungsweisen, die selbstständige und die abhängige, an der Entwicklung des Embryos, und wenn, in welchem Maasse?

Man kann diesen Fragen durch Experimente näher treten, indem man gewisse Parthien des Eis oder Embryos durch Zerstörung oder auf andere Weise aus der Entwicklung ausschaltet und das Entwicklungsresultat unter diesen Bedingungen feststellt. Andere Versuche wurden in der Weise angestellt, dass Theile des Eis oder des Embryos in abnormer Art gegen einander verlagert wurden und beobachtet wurde, ob eine entsprechende Verlagerung der daraus sich entwickelnden Organe zu bemerken war, was auf Selbstdifferenzirung der entsprechenden Theile hindeutet, oder ob ein Embryo mit normal gelagerten Organen entstand, woraus zu schliessen ist, dass die Zellen zum Theil in anderer Weise verwendet wurden, wie dies in der Norm der Fall ist. Die Bestimmung dieser Zellen für ihr neues Schicksal kann dann nur auf abhängiger Differenzirung, auf einem Einfluss des Ganzen auf seine Theile beruhen. Wir werden durch derartige Versuche über das entwicklungsmechanische Vermögen (prospective Potenz) der Theile des Embryos aufgeklärt. Es zeigen hierbei die Eier der verschiedenen Thiergruppen ein mehr oder weniger abweichendes Verhalten.

7. Prospective Potenz und aequipotentielle Systeme.

Es ist hier der Ort, auf die von Driesch eingeführten Begriffe der prospectiven Bedeutung und prospectiven Potenz der Blastomeren (oder anderer Theile des Embryos) zurückzukommen. Unter prospectiver Bedeutung einer Zelle wird das wirkliche Schicksal derselben und ihrer Abkömmlinge im Entwicklungsgange verstanden, unter prospectiver Potenz dagegen das mögliche Schicksal derselben. Die prospective Potenz enthält die Summe der verschiedenen Entwicklungsmöglichkeiten für eine Zelle oder, mit anderen Worten, die Summe der in dieser Zelle ruhenden Anlagen, von denen im Laufe des thatsächlichen Entwicklungsganges nur bestimmte activirt werden, und diese bezeichnen dann die prospective Bedeutung der Zelle, während andere in latentem Zustande verharren. Ein beliebiges Blastomer von Hydra hat, wie wir nach den Untersuchungen von Brauer annehmen dürfen, die Fähigkeit, Ectoderm- und Entodermzellen zu produciren. Eine Ectodermzelle späterer Stadien dagegen hat die Fähigkeit, Entodermzellen zu produciren, verloren. Die prospective Potenz der Zellen von Hydra erleidet demnach im Verlauf der Ontogenese eine Einschränkung. Die prospective Potenz einer Zelle des ausgebildeten Zustandes hochstehender Formen (z. B. der Säugethiere) ist eine sehr eingeengte; ja, sie kann z. B. bei den verhornten Epidermiszellen = 0 werden.

Die Untersuchungen zum Determinationsproblem beschäftigen

sich mit der Ermittlung der prospectiven Potenz einzelner Theile des Embryos, in unserem Falle der Blastomeren, und mit der Ermittlung der Ursachen, durch welche die prospective Bedeutung dieser Theile bestimmt wird.

Für den Begriff der prospectiven Potenz hat Roux den Ausdruck „entwicklungsmechanisches Vermögen" und Herlitzka die Bezeichnung „Capacità evolutiva" verwendet. Hatschek ist der Aufstellung dieses Begriffes durch seine Ausführungen über die virtuelle Differenzirung nahe gekommen (Lehrbuch der Zoologie).

Mit der Aufstellung des Begriffes der prospectiven Potenz ist streng genommen das Vorkommen von Epigenesis bereits anerkannt, denn es wird dadurch ausgesagt, dass Zellen oder Anlagen, welche die Herstellung einer bestimmten Bildung besorgen sollten, unter Umständen eine andere Entwicklungsrichtung einzuschlagen vermögen. Wir können jenen merkwürdigen Vorgang, durch welchen das Material einer bestimmten Anlage nachträglich zu anderen Zwecken verwendet (also zu anderen Anlagen oder Theilen derselben umgewandelt) wird, als Umdifferenzirung oder Umdeterminirung bezeichnen (vgl. oben p. 3).

Wie aus den unten angeführten Beispielen hervorgeht, macht sich bei derartigen Umdifferenzirungsprocessen ein bisher noch völlig räthselhafter Einfluss des Ganzen auf seine einzelnen Theile geltend, durch welchen die letzteren den Zwecken der Herstellung eines lebensfähigen Organismus untergeordnet werden. Wir bezeichnen alle Vorgänge, welche diesen Character haben, als regulatorische oder Regulationen.

Driesch unterscheidet primäre und secundäre Regulationen. Als primäre Regulationen werden jene Processe zusammengefasst, bei denen der Ausgleich der gesetzten Störung durch Mittel erfolgt, welche auch im normalen Entwicklungsgeschehen zur Verwendung kommen. Ihr Studium ist daher geeignet, uns über die Vorgänge des Normalen aufzuklären. Secundäre Regulationen sind dagegen Herstellungsprocesse eines lebensfähigen (dem normalen Typus ähnlichen oder von demselben abweichenden) Organismus, bei welchen Mittel verwendet werden, die in der normalen Entwicklung nicht zur Anwendung kommen. Es ist in vielen Fällen schwer, die beiden Processe scharf aus einander zu halten, da wir über die Mittel der normalen Entwicklung ungenügend unterrichtet sind.

Wir müssen — im Anschlusse an Driesch — den Begriff der prospectiven Potenz noch einer genaueren Betrachtung unterziehen. Es ist im Wesen der Ontogenie begründet, dass eine bestimmte Aufeinanderfolge der Veränderungen normirt ist. So kann z. B. die Zelle einer Echinidenblastula niemals sofort zu einer Muskelzelle werden. Diese Veränderung ist erst den Descendenten dieser Zelle in späteren Stadien vorbehalten. Die Blastulazellen können sich zunächst nur in Ectoderm-, Entoderm- oder Mesenchymzellen umwandeln. Die Zellen des primären Ectoderms haben sodann die Fähigkeit, an der Mundbildung, der Wimperringbildung etc. zu participiren, die des primären Entoderms schicken sich zur Bildung des Darms und der Coelomsäcke an, die Mesenchymzellen werden zum Theil zu Kalkbildungszellen u. s. f. Immer ist die Zahl der Möglichkeiten dessen, was zunächst aus einer Zelle und ihren nächsten Abkömmlingen werden kann, eine ganz beschränkte. Bezeichnen wir

jene uns unbekannten Structuren, auf welchen die Fähigkeit, sich nach diesen bestimmten Richtungen zu verändern, beruht, als den histologischen Character der Zelle, so wird derselbe ganz bestimmte Veränderungen erfahren, die im Wesen der Ontogenie begründet sind (Causalharmonie der ontogenetischen Vorgänge). Wir können die Summe der Möglichkeiten dessen, was zunächst aus einer Zelle eines bestimmten Stadiums werden kann, als ihre nähere oder explicite prospective Potenz bezeichnen. Die explicite prospective Potenz umfasst stets nur eine beschränkte Zahl von Möglichkeiten und erfährt im Verlaufe der Ontogenie eine gesetzmässig normirte Veränderung. Dagegen bezieht sich das, was wir oben über die Einschränkung der prospectiven Potenz ausgesagt haben, auf die fernere oder implicite prospective Potenz, worunter die Summe aller möglichen Veränderungen, welche die Abkömmlinge einer Zelle im Verlaufe der Ontogenie überhaupt erfahren können, zu verstehen ist. Diese ist natürlich für eine Blastodermzelle viel grösser als für eine primäre Ectodermzelle, für eine solche grösser als für eine Wimperringzelle etc. Die Summe der Möglichkeiten dessen, was aus einer Zelle werden kann, erfährt sonach im Verlaufe der Ontogenese eine ganz gesetzmässige, fortschreitente Einengung, bis sie bei sogenannten ultimären Organen, die das Endstadium der Ontogenie characterisiren, gleich Null wird (z. B. in verhornten Epidermiszellen).

Es ist darauf hinzuweisen, dass die Einschränkung der implicite prospectiven Potenz sich nur auf die gesetzlich-normale Ontogenese bezieht, d. h. auf Processe der Norm und der primären Regulationen. Man muss dieser primären Potenz die secundären Potenzen, welche bei secundären Regulationen (Regenerations-, Knospungsprocessen etc.) activirt werden, gegenüberstellen. Vielfach tritt die Erscheinung zu Tage, dass während der Furchung und der darauffolgenden Entwicklung frühzeitig eine weitgehende Einschränkung der prospectiven Potenzen zu bemerken ist (z. B. bei Anneliden und Ctenophoren mit ausgesprochenem Mosaikcharakter der Furchung). Dagegen überraschen uns die späteren Stadien, ja die ausgebildeten Formen noch durch ein weitgehendes Regenerationsvermögen. So sollen nach CHUN sich die Hemiembryonen der Ctenophoren erst ganz spät durch Regeneration zu ganzen Rippenquallen ergänzen. Diese schlummernden Potenzen haben zur Fiction der Reserveidioplasmen geführt.

DRIESCH bezeichnet eine Zellgruppe, deren Zellen die gleiche prospective Potenz besitzen, als ein aequipotentielles System.

Man kann diesen Begriff noch weiter theilen: 1) Determinirt-aequipotentielle Systeme, bei denen die Zahl der Möglichkeiten dessen, was ein Element liefern kann, eine beschränkte ist. So kann z. B. von jedem beliebigen Querschnitte eines Weidenstammes Spross- oder Wurzelbildung ausgehen. 2) Indeterminirt-aequipotentielle Systeme oder harmonisch-aequipotentielle, bei denen jedes Element jede beliebige Rolle übernehmen kann, daher die Zahl der Möglichkeiten eine sehr grosse ist. Die einzelnen von den verschiedenen Zellen übernommenen Leistungen stehen hierbei in einem bestimmten Verhältnisse zu einander, derart, dass jede Leistung nur ein Mal oder (bei paarigen Bildungen) zwei Mal oder eine bestimmte Zahl von Malen geleistet wird und zu allen anderen Leistungen in einem ganz bestimmten Lageverhältniss steht, woraus eben der harmonische Aufbau des Ganzen

sich ergibt. Wir werden derartige harmonisch-aequipotentielle Systeme in der Echiniden-Blastula und anderen Bildungen kennen lernen.

Dem aequipotentiellen System steht das harmonisch-inaequipotentielle System gegenüber, für das uns regenerationsfähige Formen ein Beispiel abgeben. Bei der echten Regeneration wird nämlich nur das wieder erzeugt, was weggeschnitten worden ist. Hier ist also für jeden beliebigen Querschnitt des Körpers resp. für jeden beliebigen Schnitt in anderer Richtung immer eine verschiedene Leistung vorgesehen, die eben darin besteht, das in jedem einzelnen Falle Fehlende zu ersetzen.

Litteratur.

Driesch, H. *Analytische Theorie der organischen Entwicklung.* Leipzig. 1894.

Driesch, H. *Zur Analyse der Potenzen embryonaler Organzellen.* Arch. f. Entw.-Mech. 2. Bd. 1895.

Driesch, H. *Die Localisation morphogenetischer Vorgänge. Ein Beweis vitalistischen Geschehens.* Arch. f. Entw.-Mech. 8. Bd. 1899.

Driesch, H. *Resultate und Probleme der Entwicklungsphysiologie der Thiere.* Merkel-Bonnet. Ergebnisse d. Anat. u. Entw. 8. Bd. (1898) 1899.

8. Versuche an Amphibieneiern.

Die ersten auf unser Problem bezüglichen Versuche wurden von HAECKEL an Siphonophoren-Eiern angestellt. Aber sie blieben lange Zeit unbeachtet. Eine intensivere Inangriffnahme der Untersuchung der vorliegenden Frage tritt erst von dem Momente an ein, da ROUX seine Versuche an Froscheiern mittelst der Anstichmethode mittheilte. ROUX versuchte, nach der ersten Furchung eine der beiden ersten Furchungszellen durch Anstechen zu tödten. Zu diesem Zwecke erwies sich besonders das Anstechen mit einer erwärmten Nadel von Vortheil. ROUX beobachtete hierauf zunächst die weitere Entwicklung der von der Operation nicht betroffenen Furchungskugel.

Es sei hier nochmals darauf hingewiesen, dass in der Regel bei normalem Entwicklungsgange die erste Furche der Lage nach der Medianebene des Embryos entspricht, während durch die zweite Furche das Material für die vordere und hintere Körperhälfte abgegrenzt werden sollte[1]. In abnormen Fällen (in Zwangslage oder bei Ueberreife der Eier) tritt vielfach ein Anachronismus in der Bildung der Furchen zu Tage, derart, dass die erste auftretende Furche mit Bezug auf den sich entwickelnden Embryo quergestellt erscheint, während die zweite Furche die Medianebene kennzeichnet (vgl. p. 12 u. 89).

Indem ROUX durch Anstechen mit der erwärmten Nadel eines der beiden Blastomere tödtete oder doch so weit schädigte, dass es zunächst nicht fähig war, sich an dem Entwicklungsprocesse zu betheiligen, war er in die Lage versetzt, zu entscheiden, ob und in wie weit die weitere Entwicklung des von der Operation nicht betroffenen Blastomers auf Selbstdifferenzirung oder auf abhängiger Differenzirung beruhe.

Es zeigte sich, dass die nicht operirte Eihälfte sich im Wesentlichen ganz so weiter entwickelte, wie sie sich entwickelt haben würde, wenn überhaupt kein Eingriff stattgefunden hätte. Es ent-

[1] Vgl. dagegen die Ermittlungen von KORSCH, p. 90.

standen Furchungsstadien, welche der lateralen Hälfte eines entsprechenden normalen Furchungsstadiums entsprachen und, aus diesen entwickelte sich eine Hemimorula lateralis und im weiteren Verlaufe ein Hemiblastula (Fig. 29 *A* und *B*) und Hemigastrula (Fig. 29 *C*) lateralis, welche sämmtlich — von kleinen Abweichungen abgesehen — der verticalen Hälfte eines normalen Embryos des entsprechenden Stadiums gleich gebildet waren, während an Stelle der anderen Hälfte sich die Dottermasse der durch die Operation getödteten oder geschädigten Eihälfte befand. Ja, im Verlaufe der weiteren Entwicklung bildete sich ein **Hemiembryo lateralis** (Fig. 28, *C* und *D*,

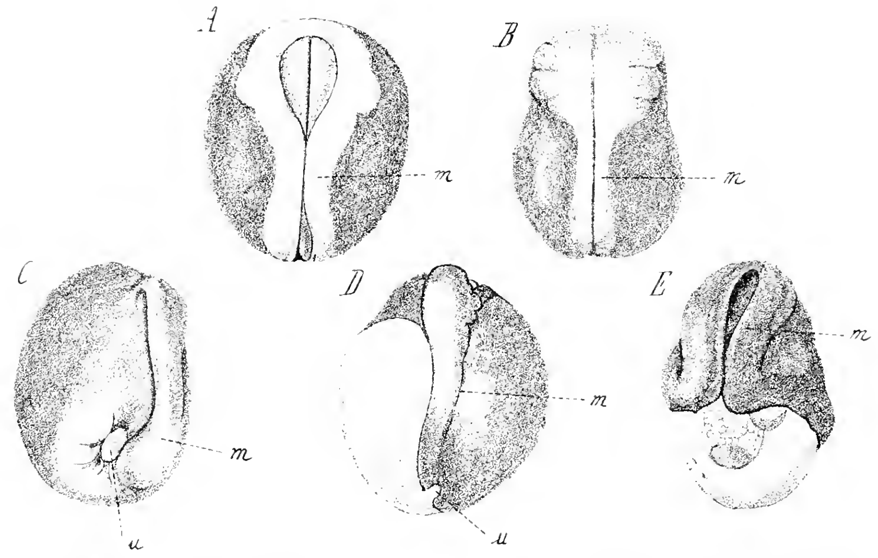


Fig. 28. *A* Rückenfläche eines normalen Froschembryos mit noch aus einander stehenden Medullarwülsten.

B Desgleichen mit schon vereinigten Medullarwülsten.

C Hemiembryo dexter mit schon fast vollendeter Postgeneration des äusseren Keimblattes

D Desgleichen, älter, aber mit geringerer Postgeneration.

E Hemiembryo anterior (?), bereits in Postgeneration begriffen.

m Medullarwulst, *u* offen gebliebener Theil des Urmundes.

(Nach Roux.)

Fig. 29 *D*) mit nur einem Medullarwulst, einem Haftnapf, einer Ohrblase, einer Reihe von Urwirbeln, einem halben Urdarm und einer Chorda dorsalis, welche allerdings in den meisten Fällen die Charactere der Halbbildung nicht deutlich entwickelt zeigte.

Auf gleiche Weise entstand nach Zerstörung eines Blastomers des Zweizellenstadiums im Falle des oben erwähnten Anachronismus ein Hemiembryo anterior (Fig. 28 *E*), nach Zerstörung eines Blastomers des Vierzellenstadiums ein Dreiviertelembryo, nach Zerstörung zweier Blastomeren des Vierzellenstadiums ein Hemiembryo lateralis oder anterior. Die weitere Entwicklung dieser Theilbildungen wurde bis zum Auftreten der Medullarwülste verfolgt. Es ist zu erwähnen, dass bisher kein Hemiembryo posterior beobachtet worden ist, dagegen hat Roux einen Dreiviertelembryo beschrieben, dem ein vorderes Viertel fehlte.

Aus diesen Versuchen war zu erschliessen, dass unter normalen Verhältnissen, ebenso wie unter den von Roux experimentell gesetzten, die beiden Blastomeren des Zweizellenstadiums die Anlage der rechten beziehungsweise linken Körperhälfte repräsentiren, und dass diese An-

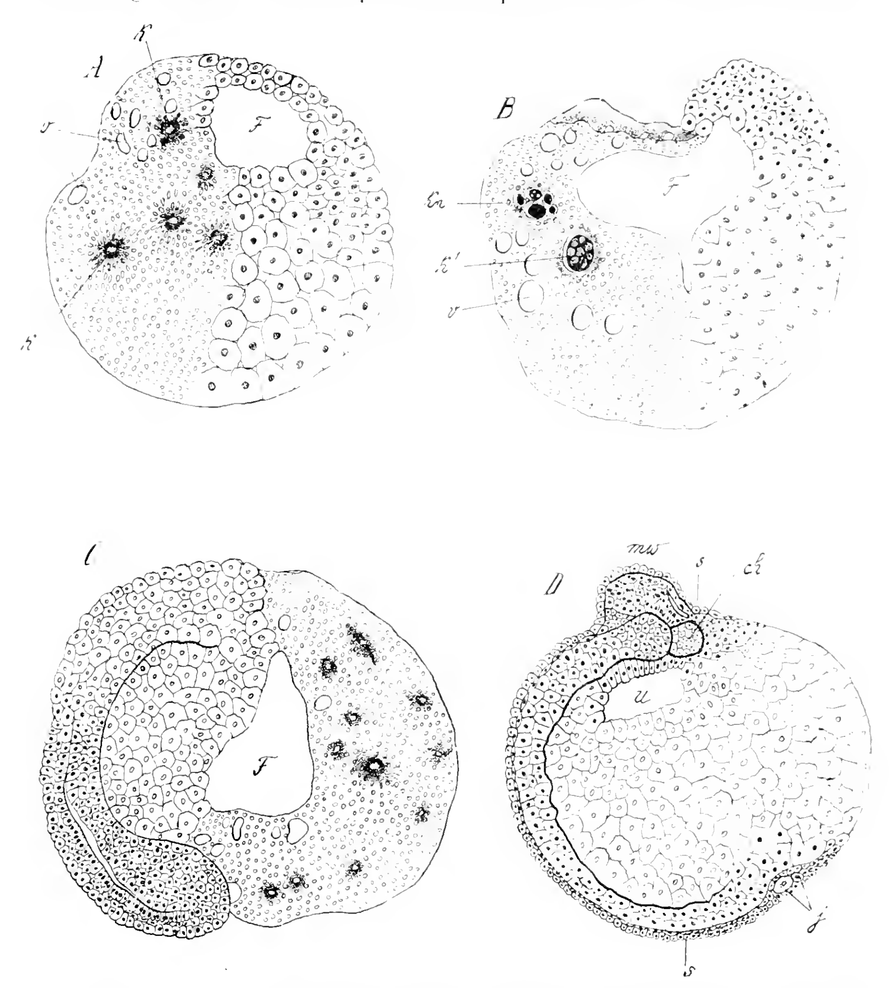


Fig. 29. *A* und *B* Meridianschnitte durch Hemiblastulae des Frosches. *kn* Kernnest, *k'* grosser Kern mit Netzstructur, *F* Furchungshöhle, *v* Vacuolen, *k* Kerne im Dotter.

C Hemigastrula lateralis. Schräger Längsschnitt.

D Hemiembryo sinister. Querschnitt. *ss* Medianebene. Die rechte Hälfte des Eis ist bereits vollkommen nachcellulirt; die Postgeneration der Keimblätter hat begonnen. *ch* Chorda dorsalis, bereits zur normalen Grösse des Querschnittes nachentwickelt. *j* zwei jugendlich gebliebene Dotterzellen (Furchungszellen).

(Nach Roux.)

lagen die Fähigkeit besitzen, sich unabhängig von den Zuständen der anderen Körperhälfte weiter zu entwickeln. Das Gleiche ist für die vier ersten Furchungszellen zu erschliessen. „Die normale individuelle Entwicklung ist von Anfang an ein System bestimmt gerichteter Vor-

gänge, welches in festen Beziehungen zu den Hauptrichtungen des späteren Embryos steht, derart, dass jede der ersten vier Furchungszellen nicht bloss einem bestimmten Viertel des Embryos räumlich entspricht, sondern auch für sich im Stande ist, dieses Viertel hervorzubilden." „Die Entwicklung der Froschgastrula und des zunächst daraus hervorgehenden Embryos ist von der zweiten Furchung an eine Mosaikarbeit, und zwar aus mindestens vier verticalen, sich selbstständig entwickelnden Stücken."

Roux hat ferner beobachtet, dass seine Hemiembryonen sich nachträglich zu vollständigen Embryonen ergänzten, indem die fehlende Körperhälfte von der vorhandenen aus nachgebildet wurde unter Benutzung des Materials des durch die Operation geschädigten Blastomers. Dieser Process, welcher in gewissem Sinne mit den Processen der Regeneration zu vergleichen ist, indem es sich hier doch im Wesentlichen um ein Hervorwachsen der fehlenden Körperhälfte aus der vorhandenen handelt, wurde von Roux als Postgeneration bezeichnet. Im Einzelnen sind diese Processe nach der Schilderung von Roux merkwürdig genug und bedürfen wohl noch genauerer Klarstellung. Wir müssen an dem operirten Blastomer zwei Substanzen unterscheiden. Eine Parthie wurde durch den Einstich mit der erhitzten Nadel so sehr geschädigt, dass sie als geronnenes und abgestorbenes Protoplasma betrachtet werden muss, welches zu weiterer Entwicklung nicht mehr fähig ist und wie ein fremder Körper in der Masse des Embryos liegen bleibt, welcher höchstens auf dem Wege der Verdauung und Assimilation für den Embryo wieder nutzbar gemacht werden kann. Ein anderer Theil des operirten Blastomers ist aber weniger geschädigt. Er scheint nicht abgestorben zu sein, sondern kann direct wieder verwendet werden. Die erste an diesem Theil bemerkbare Erscheinung ist die Nucleïsation. Es treten in dieser Masse Kerne auf, welche zum Theil als Nachkommen des Furchungskernes des operirten Blastomers betrachtet werden können, insofern derselbe durch die Operation nicht getödtet worden war. Zum Theil jedoch stammen die Kerne von der entwickelten Eihälfte, indem sich ein Ueberwandern von Kernen (mit zugehörigem Protoplasma?) aus der entwickelten in die geschädigte Eihälfte beobachten lässt.

Es ist wahrscheinlich, dass diese Nucleïtransmigration hauptsächlich im Anschlusse an Zelltheilungsprocesse in der entwickelten Eihälfte vor sich geht, so dass von einer in Theilung begriffenen Zelle eine Hälfte in der entwickelten Parthie verbleibt, während die andere in die Dottersubstanz der geschädigten Eihälfte überwandert.

Es finden sich also in den lebensfähigen Dotterparthien der operirten Zelle zahlreiche Kerne zerstreut, von denen manche mehr normal aussehen, während andere eine ganz abnorme Beschaffenheit aufweisen. Die letzteren scheinen später zu Grunde zu gehen. Die normalen Kerne dagegen werden zu Zellbildungscentren, indem sich um jeden derselben ein Zellterritorium abgrenzt. Der Dotter wird durch eine nachträgliche Furchung in zahlreiche kleine Zellen zerlegt (Cellulation der operirten Eihälfte). Diese Cellulation des Dotters geht stets nur in Berührung mit schon cellulirtem Material vor sich, so dass hierdurch ein zur Entwicklung anregender Einfluss der entwickelten Eihälfte angedeutet erscheint.

In gleicher Weise steht auch die weitere Differenzirung der nun cellulirten Dottermasse unter dem Einflusse der schon entwickelten Hälfte des Embryos. Die ursprünglich gleichartigen Dotterzellen ordnen sich zu den Schichten (Ectoderm, Mesoderm, Entoderm) an und nehmen allmälig den typischen Character der Zellen dieser Schichten an, worauf sie sodann zur Ausbildung der noch fehlenden Organe (z. B. das Ectoderm zur Hervorbildung des fehlenden Medullarwulstes) schreiten. Alle diese Umbildungen gehen zunächst von der „Unterbrechungsfläche", d. h. von jenen Stellen, an denen die Keimblätter der entwickelten Hälfte des Embryos an die cellulirte Masse der operirten Eihälfte mit einem freien Rande angrenzen, aus und erstrecken sich von hier allmälig auf die entfernteren Parthien der cellulirten Masse. Es muss hier besonders darauf hingewiesen werden, dass die Entodermnachbildung in der operirten Eihälfte nicht etwa unter dem Bilde einer nachträglich hier eingeleiteten Gastrulation vor sich geht, sondern nach einem von der Norm wesentlich abweichenden Typus, indem jenen Zellen der operirten Hälfte, welche an die Darmwand der intacten Hälfte angrenzen, von dieser der Character von Entodermzellen eingeprägt wird.

Wir haben hier die Vorgänge der Postgeneration am Froschei nur in ihren allgemeinsten Zügen geschildert. Im Einzelnen verläuft der Process unter mannigfachen Abweichungen, welche auf das Maass der Schädigung, welche die operirte Eihälfte erfahren hat, zurückzuführen sind, daher ROUX auch verschiedene Typen der Postgeneration unterscheidet. Von besonderem Interesse ist die von ROUX beobachtete Form der hemiooblastischen Postgeneration, bei welcher die fehlende Körperhälfte ausschliesslich von der entwickelten Körperhälfte ergänzt wird, ohne Verwendung des Materials des operirten Blastomers. An Hemiembryonen, welche mit der Pincette etwas gedrückt worden waren, um die Berührung der Halbbildung mit der todten Eihälfte zu lösen, wölbten sich die Randtheile der Halbbildung gegen einander unter Wachsthum des äusseren, später auch des mittleren Keimblattes. Es wurde auf diese Weise — vergleichbar dem Processe der Wundheilung — die Unterbrechungsfläche der Halbbildung zunächst vom Ectoblast überhäutet, worauf dann die Ausbildung des fehlenden Medullarwulstes und der übrigen Organbildungen folgte. Hier erhalten demnach Zellen, welche bisher am Aufbau bestimmter Organe oder Keimblatttheile betheiligt waren, später eine ganz andere Verwendung. Die Entwicklung der fehlenden Parthie ist hier abhängige Differenzirung. Sie geht, wie bei der Postgeneration überhaupt, unter dem Einflusse von Einwirkungen vor sich, welche die unveränderten Theile des Embryos auf die umgearbeiteten ausüben.

Die Resultate von ROUX sind von O. HERTWIG auf Grund eigener Untersuchungen an demselben Object und mit denselben Methoden (HERTWIG verwendete zum Tödten der Blastomere auch den galvanischen Strom) zum Gegenstande einer abweisenden Kritik gemacht worden. HERTWIG beobachtete (mit einer einzigen, von ihm nicht als solche beachteten Ausnahme) keine Halbbildungen oder Hemiembryonen. Nach ihm entstehen aus den überlebenden Theilen der operirten Furchungsstadien leidlich normale Embryonen nur mit Defecten an untergeordneten Körpertheilen, welche von nicht cellulirten Dotterresten erfüllt sind. Die Entwicklung führt unter diesen Verhältnissen zur Herstellung einer Ganzbildung, und zwar nicht auf dem Wege der

Postgeneration, deren Vorkommen überhaupt von HERTWIG in Abrede gestellt wird. Die Entwicklung des Embryos findet auf „directem Wege statt, d. h. unter Ablauf derselben Processe, durch welche die normale Ontogenese der betreffenden Thierart bewirkt wird“. Hierbei entwickelt der Embryo ein ziemlich weitgehendes Selbstregulationsvermögen, indem er sich den durch die Operation gesetzten abnormen Entwicklungsbedingungen anzupassen im Stande ist. Es finden Material- und Zellumlagerungen statt, der Ort der Gastrula-Einstülpung wird in die Symmetrie-Ebene des cellulirten Materials verlagert etc. Aber auch von der operirten Hälfte machen sich regulirende Einflüsse auf den Embryo geltend, indem zwischen der cellulirten Embryonalanlage und der operirten Hälfte ein ähnliches Verhältniss stattfindet wie zwischen dem Nahrungsdotter und der Keimscheibe meroblastischer Eier. Wenn die operirte Hälfte nur partiell geschädigt war und der Kern den operativen Eingriff überlebte, so können wohl auch noch nachträglich Zellen, die der operirten Hälfte entstammen, an den Embryo angeschlossen werden.

Nichtsdestoweniger müssen wir die Ergebnisse von ROUX als ziemlich gesichert betrachten. Echte Hemiembryonen bei Amphibien wurden ausser von ROUX auch von BARFURTH, WALTER and ENDRES und MORGAN beobachtet, und besonders sind die Angaben von WALTER und ENDRES geeignet, die Angaben von ROUX sowohl bezüglich des Vorkommens von Halbbildungen als auch hinsichtlich der Postgeneration zu bekräftigen.

Man hat die zwischen O. HERTWIG und ROUX obwaltenden Differenzen in verschiedener Weise aufzuklären versucht. Es mag sein, dass O. HERTWIG zum Theil Fälle beobachtet hat, in denen die operirte Eihälfte nur partiell geschädigt war und sich von Anfang an an der Entwicklung betheiligte. In anderen Fällen mögen ihm bereits durch die oft sehr rasch ablaufende Postgeneration ergänzte Embryonen vorgelegen haben. Aber es mag auch noch etwas Anderes im Spiele sein. DRIESCH hat vermuthet und MORGAN hat durch Experimente zu erweisen gesucht, dass die Lage der Blastomere nach der Operation für ihr weiteres Schicksal nicht gleichgültig ist. Wie wir annehmen dürfen, beruht die Fixirung der Medianebene auf einer bilateral-symmetrischen Vertheilung der Dottersubstanzen im Ei. Ein Blastomer des Zweizellenstadiums wird nur so lange sich zu einem Halbembryo umgestalten können, als diese ihm überkommene halbseitige Vertheilung der Dottersubstanzen erhalten bleibt. Wir wissen nun, wie sehr beim Froschei die Anordnung der Dottersubstanzen von der Lage der Zellen abhängig ist, da sich die Substanzen im Ei nach ihrem verschiedenen specifischen Gewichte unter dem Einflusse der Schwerkraft anordnen. Es ist naheliegend, anzunehmen, dass die halbseitige Anordnung der Dottersubstanzen im $^1/_2$ Blastomer nur so lange erhalten bleibt, als die ursprüngliche Lage des Furchungsstadiums beibehalten wird. Wenn dagegen nach erfolgter Operation das Furchungsstadium gedreht wird, so wird der Zellinhalt in der nicht operirten Hälfte in der von BORN (vgl. oben p. 14) nachgewiesenen Weise rotiren, und es ist naheliegend anzunehmen, dass die halbseitige Einstellung des Zellinhaltes bei dieser Umordnung verloren geht. Wenn sich in einem $^1/_2$ Blastomer nach erfolgter Rotation eine Vertheilung der Dottersubstanzen herausstellen würde, welche derjenigen

des ungetheilten Eis entspricht, so würde aus der nicht operirten Eihälfte kein Hemiembryo, sondern **eine Ganzbildung von halber Grösse** resultiren.

Nach den Versuchen, welche MORGAN angestellt hat, scheint die vorstehende Ueberlegung thatsächlich zuzutreffen. MORGAN erzielte aus Eiern, welche nach der Operation mit dem schwarzen Pole nach oben verblieben, ausschliesslich Hemiembryonen, dagegen aus Eiern, welche nach Zerstörung einer Hälfte mit dem weissen Pole nach aufwärts gedreht wurden, in den meisten Fällen Ganzbildungen von halber Grösse.



Fig. 30. Doppelembryo von *Rana fusca*, aus einem horizontal gepressten und nach dem Auftreten der ersten Furche mit dem hellen Pole nach oben gedrehten Ei erhalten (nach O. SCHULTZE, aus O. HERTWIG, Die Zelle).

Bereits vor MORGAN hatte O. SCHULTZE Experimente ähnlicher Art angestellt, durch welche zum ersten Male der Nachweis erbracht wurde, dass die oben (p. 102) angeführten Ueberlegungen für das Amphibienei thatsächlich zutreffen. O. SCHULTZE unterwarf befruchtete Froscheier einer ziemlich starken Pressung zwischen horizontalen Glasplatten. Nach dem Auftreten der ersten Furche wurden die Eier umgedreht, so dass nun der weisse Pol nach oben sah. Gewisse Anzeichen liessen bald erkennen, dass in den beiden Hälften eine Rotation des Ei-Inhaltes unter dem Einflusse der Schwerkraft eingeleitet wurde, und besonders auffällig war, dass in vielen Fällen später die beiden Hälften des Embryos durch ein aus weissen Dotterzellen gebildetes Band, welches der Lage nach der ersten Furche entsprach, von einander getrennt wurden. Die beiden Hälften entwickelten sich sodann zu Ganzbildungen, indem in jeder eine Gastrulaeinstülpung auftrat, welche zum Ausgangspunkt der Entwicklung eines vollständigen Embryos wurde. Es entstanden auf diese Weise Doppelmissbildungen, bestehend aus zwei Embryonen, welche in verschiedener Weise und ohne allgemein gültige Lagerungsbeziehungen zu einander verwachsen waren (Fig. 30—33). Es würde uns zu weit führen, auf den Bau und die Genese dieser Doppelmissbildungen hier näher einzugehen. WETZEL, welcher die Versuche von SCHULTZE wiederholte und dessen Resultate bestätigte, hat nach dieser Richtung zum Theil nähere Aufklärungen beigebracht.

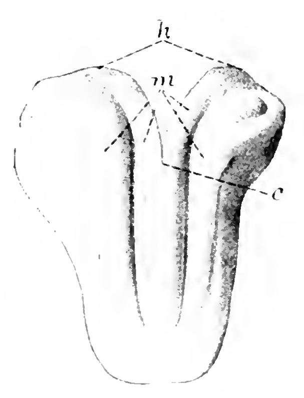


Fig. 31. Ein nach der gleichen Methode von WETZEL erhaltener Doppelembryo. *h* die beiden Kopfenden (getrennt), *m* die Medullarwülste, *c* Linie, in der die median gelegenen Medullarwülste zusammentreffen (aus O. HERTWIG, Die Zelle).

Nach dem Vorausgehenden muss man annehmen, dass die Bildung der ROUX'schen Hemiembryonen von dem Erhaltenbleiben der ursprünglichen halbseitigen Anordnung der Substanzen in der nicht operirten Eihälfte abhängig ist. Diese Anordnung erhält sich aber, weil die gesunde Eihälfte mit der operirten im Contacte bleibt und die

ursprüngliche, halbkugelförmige Gestalt jener Hälfte sich erhält. Würde es möglich sein, die beiden 1/2 Blastomere von einander zu trennen, so könnte der Fall eintreten, dass jedes derselben sich kugelförmig abrundet, wobei vermuthlich in jedem eine Anordnung der Substanzen hergestellt würde, welche der ursprünglich im Ei als Ganzem vorhandenen entspricht. Und dann würde aus jedem der beiden 1/2 Blastomere ein ganzer Embryo von halber Grösse hervorgehen. Dass diese Vermuthungen zutreffen, hat HERLITZKA mit seinen Einschnürungsversuchen an Triton-Eiern bewiesen. HERLITZKA

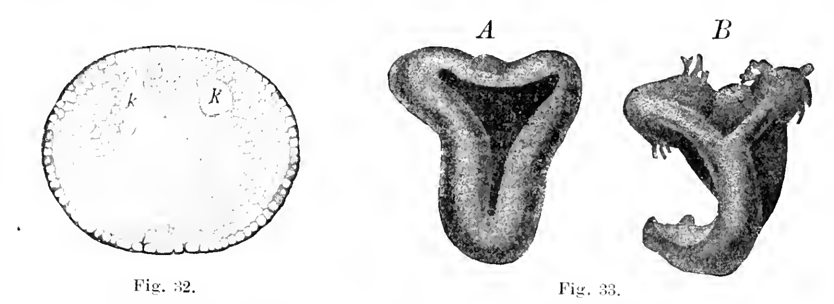


Fig. 32. Fig. 33.

Fig. 32. Schnitt durch eine Doppelblastula von Rana fusca, die nach O. SCHULTZE's Methode erhalten war. *K* Keimhöhlen (nach WETZEL aus O. HERTWIG, Die Zelle).

Fig. 33. Doppelmissbildungen von Rana fusca, von O. SCHULTZE durch Pressung und abnorme Gravitationswirkung erzielt. (Nach O. SCHULTZE, aus O. HERTWIG, Die Zelle.)

legte um die Gallerthülle eines Triton-Eis im Stadium des Auftretens der 1. Furche eine Schlinge aus einem feinen Frauenhaar und zog dieselbe zusammen, wodurch die beiden Blastomere von einander getrennt wurden. Er erhielt sodann zwei vollkommen normal gebildete Embryonen (Fig. 34), welche aber anscheinend grösser waren als die Hälfte der normalen Embryonen. Aehnliche Einschnürungsversuche haben später ENDRES, sowie SPEMAN ausgeführt.

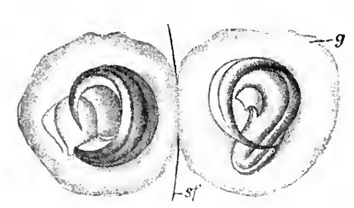


Fig. 34. Ei von Triton cristatus mit zwei vollkommen entwickelten Embryonen. Im Zweizellenstadium waren die beiden 1/2 Blastomere durch eine Haarschlinge getrennt worden (nach HERLITZKA, aus O. HERTWIG, Die Zelle).

Fassen wir in Kurzem die am Amphibienei gewonnenen Resultate zusammen: Im befruchteten Froschei ist schon vor Beginn der Furchung die Richtung sämmtlicher Körperaxen des Embryos durch eine gewisse Anordnung der Dottersubstanzen bestimmt. Ueber die Lage der Hauptaxe wird schon im Ovarialei durch die Vertheilung der pigmentirten und der weissen Substanz entschieden, während die Lage der rechten und linken, sowie der vorderen und hinteren Hälfte des Embryos erst durch den Moment der Befruchtung (durch die Copulationsbahn) nach ROUX entschieden werden soll. In so fern diese Anordnung durch ein von aussen hinzutretendes Moment (die Befruchtung) bestimmt wird, muss ihre erste Herstellung auf abhängige Differenzirung (Epigenesis) zurückgeführt werden, daher es auch möglich ist, diese Beziehungen noch während der Furchung künstlich

zu modificiren (vgl. oben p. 90). Ob diese den Axen des Embryos entsprechende Vertheilung der Dottersubstanzen, welche wir direct beobachten oder doch aus unseren Versuchen erschliessen können, und welche in mehr groben Verhältnissen der Pigmentvertheilung und der Anordnung der Nahrungsdottersubstanzen niedergelegt ist, gleichzeitig der Ausdruck irgend welcher feinerer Structurverhältnisse des Protoplasmas und eventuell des Zellkerns ist, wurde bisher noch nicht ermittelt.

Solange die erwähnte Anordnung der Eisubstanzen erhalten bleibt, besteht das His'sche Princip der organbildenden Keimbezirke vollständig zu Recht. Die Medianebene theilt in diesem System die bereits etablirte Anlage der rechten von der der linken Körperhälfte, welche Anlagen durch die erste Furche schärfer von einander getrennt werden. Da es nicht anzunehmen ist, dass bei den Roux'schen Hemiembryonen von der operirten Eihälfte, in der die mannigfaltigsten, von Fall zu Fall verschiedenen Abnormitäten gesetzt erscheinen, bestimmt gerichtete, gestaltende Einwirkungen auf die unverletzte Eihälfte ausgeübt werden, so erscheint uns die Entwicklung der Körperhälften als Selbstdifferenzirung, und den gleichen Gesichtspunkt dürfen wir für die durch die zwei ersten Furchen getrennten Körperviertel in Anspruch nehmen. Wenn wir so den verticalen Körpervierteln im Sinne der Mosaikarbeit einen grossen Grad von Selbstständigkeit zuschreiben, so soll damit nicht gesagt sein, dass nicht in untergeordneten Dingen regulatorische Einflüsse von einem dieser Theile auf den andern thatsächlich ausgeübt werden. Wir wissen im Gegentheil, dass die einzelnen Theile des Embryos das Vermögen besitzen, sich gegenseitig anzupassen und Entwicklungsdifferenzen (Vorauseilen eines Theils in der Entwicklung, Lageverschiebungen der Theile etc.) auszugleichen.

Nur ganz im Allgemeinen können wir aussagen, dass die erste Etablirung der Anlagen (in unserem Falle der rechten und linken Körperhälfte) auf abhängiger Differenzirung, die weitere Entwicklung derselben dagegen mehr auf Selbstdifferenzirung beruht.

Dass thatsächlich die erste Herstellung der durch eine bestimmte Anordnung der Dottersubstanzen gekennzeichneten, als Anlage einer rechten und linken Körperhälfte zu bezeichnenden Systems auf Epigenesis (abhängiger Differenzirung) beruht, beweisen jene Fälle, in denen es nach dem Auftreten der ersten Furche noch möglich ist, diese Determinirung nach einer anderen Richtung hin abzuändern. Dies ist bei den Versuchen von O. Schultze, Morgan und Herlitzka der Fall, welche aus den 1/2 Blastomeren kleine, ganze Embryonen erzielten. Hier wird die ursprünglich auf Herstellung eines Hemiembryos eingestellte Structur der beiden Blastomeren in einer Weise umgearbeitet, dass in ihnen eine ähnliche Structur, wie sie in der ungetheilten befruchteten Eizelle vorhanden war, hergestellt wird. Es findet also Umdifferenzirung statt. Dieselbe setzt sofort nach der erfolgten Störung ein, welche bei den Versuchen von O. Schultze und Morgan auf einer abnormen Gravitationswirkung, bei denen von Herlitzka auf der Trennung und Abrundung der Blastomere beruht. Merkwürdig und der Erklärung bedürftig ist hierbei der Umstand, dass nach einer Störung der auf Halbbildung eingestellten Anordnung sich überhaupt eine Neuordnung etablirt in Form eines jetzt auf Herstellung des verkleinerten Ganzen eingestellten Systems. Es scheint allerdings nach gewissen Resultaten von Pflüger und Born

diese Fähigkeit der Wiederherstellung des Ganzen eine beschränkte zu sein, indem bei manchen Umkehrungsversuchen die weitere Entwicklungsfähigkeit überhaupt aufgehoben war.

Das auf Herstellung einer Körperhälfte eingestellte System befindet sich demnach in labilem Gleichgewichte und kann durch gewisse Störungen in jene Gleichgewichtslage der Theilchen, welche für das ungefurchte Ei als Ganzes characteristisch ist, übergeführt werden. Dass diese Umwandlung so rasch erfolgen kann, scheint darauf hinzudeuten, dass den erwähnten Systemen keine sehr complicirten Structuren zu Grunde liegen.

Die beiden ersten Blastomere (½ Blastomere) haben bei normaler Entwicklung verschiedene prospective Bedeutung; denn sie entwickeln sich zur rechten und linken Körperhälfte. Hinsichtlich der prospectiven Potenz dagegen sind sie unter einander und dem un-

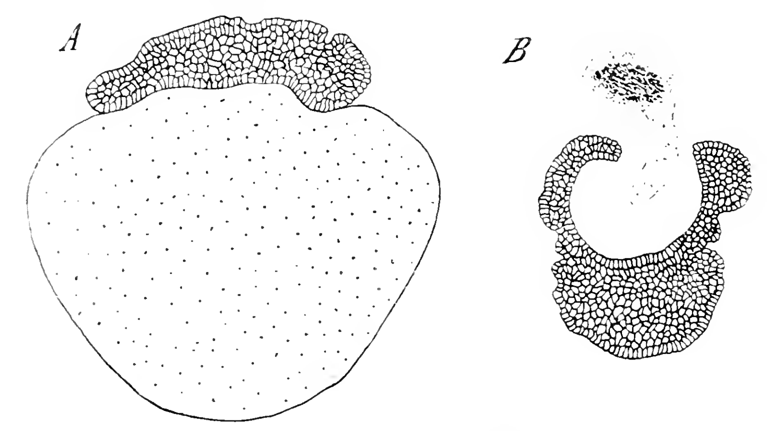


Fig. 35. *A* Querschnitt durch ein Froschei, dessen vegetative Zellen im achtzelligen Stadium durch Inductionsschläge getödtet worden waren, und das sechs Tage nach der Befruchtung conservirt wurde.
B Schnitt durch ein Froschei, dessen animale Zellen im achtzelligen Stadium getödtet worden waren. Sechs Tage nach der Befruchtung (nach Samassa).

gefurchten Ei gleich. Denn aus jedem kann ein ganzer Embryo hervorgehen.

Durch die dritte (äquatoriale) Furche werden beim Froschei vier kleinere Blastomere der animalen Hälfte von vier grösseren, vegetativen getrennt. Es liegen Versuche von Samassa vor, welche sich auf das entwicklungsmechanische Vermögen dieser Zellen beziehen. Samassa tödtete durch den galvanischen Strom die vier animalen und im anderen Falle die vier vegetativen Blastomere (Fig. 35, *A*. u. *B*). Es zeigte sich, dass die nicht operirte, aus vier Zellen zusammengesetzte Eihälfte (also die vegetative oder die animale) unter diesen Verhältnissen ihre weitere Entwicklung zunächst anscheinend ungestört fortsetzt, dass aber dann, ohne dass Regulationen ausgelöst würden, das Absterben der Embryonen eintritt. Samassa schliesst hieraus, dass von dem Punkte an, wo eine Weiterentwicklung nicht mehr stattfindet, dieselbe unter normalen Verhältnissen von der getödteten Zellart abhängig ist. Die prospective Potenz der Blastomere erfährt demnach bei dem Amphibienei mit dem Auftreten der dritten Furche

eine Einschränkung derart, dass die Zellen der animalen Hälfte nur mehr Organe der animalen Sphäre, die vier vegetativen Blastomere nur mehr Bildungen der vegetativen Sphäre zu produciren im Stande sind. Die 1/8 Blastomere sind hinsichtlich ihrer prospectiven Potenz nicht mehr unter einander gleich. Wodurch das bewirkt wird, ist nicht zu sagen. Man könnte daran denken, dass Substanzen, welche zur Herstellung des Ganzen nothwendig sind, durch das Auftreten der Aequatorialfurche in ungleicher Weise auf die Descendenten vertheilt werden.

Wenn es nach den vorerwähnten Versuchen von Samassa wahrscheinlich ist, dass die Sonderung von Ectoderm und Entoderm schon in frühen Stadien erfolgt, so behalten doch diese beiden Keimblätter je für sich lange Zeit den Character eines aequipotentiellen Systems, in welchem noch jede Zelle nach den verschiedensten Richtungen verwendet werden kann. Dies geht aus den Untersuchungen von Barfurth über die „Regeneration der Keimblätter bei Amphibien", ferner aus gewissen Einschnürungsversuchen von Endres am Tritonei und besonders aus den interessanten, neueren, ähnlichen Versuchen von Speman hervor. Blastula- und Gastrulastadien, welche durch den Austritt von Extraovaten nach Anstich verkleinert worden sind, sind im Stande, durch regulatorische Umordnung unter andersartiger Verwendung ihres Zellmaterials einen normalen verkleinerten Embryo zu liefern. Auch den Extraovaten kommt eine gewisse Fähigkeit zu selbstständiger Entwicklung zu. Man hat beobachtet, dass gestielte Extraovate eine selbstständige Medullarplatte entwickelt haben.

Schnürt man die Embryonen von Triton im Zweizellenstadium längs der ersten Furche ein und zerschnürt sie im Blastulastadium durch stärkeres Anziehen der Ligatur vollends, so gehen aus den beiden Hälften ganze Embryonen von halber Grösse hervor (Endres, Speman). Zerschnürt man einen Embryo zur Zeit der Ausbildung der Medullarplatte in querer Richtung, so bildet „das vordere Stück einen normalen Kopf mit Augen, Riechgruben, Hörblasen und einem Stückchen Chorda; das hintere Stück entwickelt sich so, als ob jetzt das vorderste Ende der Medullarplatte ein normales Vorderende wäre. Die Hörblasen legen sich in der normalen Entfernung vom Vorderende an, das Hirn zeigt eine typische Nackenbeuge und vorn beiderseits Ausbuchtungen; die Chorda, welche offenbar zur Zeit der Durchschnürung schon angelegt war, bildet ihr überschüssiges vorderes Stück zurück". (Speman.)

Zerschnürt man jedoch in einem etwas späteren Stadium, wenn die Medullarwülste deutlich sichtbar werden, so erhält das hintere Stück keine neue Kopfanlage. Es entwickelt sich weiter, wie wenn es noch im Zusammenhange mit dem vorderen geblieben wäre. Aus diesen Versuchen von Speman ergibt sich demnach eine Abnahme der regulatorischen Umbildungsfähigkeit der Medullaranlage mit fortschreitender Entwicklung. Wir werden ganz ähnliche Verhältnisse bei den Echinodermen antreffen.

Litteratur.

Barfurth, D. *Ueber die organbildenden Keimbezirke und künstliche Missbildungen des Amphibieneis. Merkel-Bonnet. Anat. Hefte.* 1893.

Barfurth, D. *Experimentelle Untersuchungen über Regeneration der Keimblätter. Merkel-Bonnet. Anat. Hefte. 3. Bd.* 1893.

Barfurth, D. *Halbbildung oder Ganzbildung von halber Grösse? Anat. Anz. 8. Jahrg. 1893.*

Bataillon, E. *Nouvelles Recherches sur les mécanismes de l'évolution. Les premiers stades du développement chez les Amphibiens. Arch. Zool. Expér.* (3) *T. 5. 1897.*

Born, G. *Ueber den Einfluss der Schwere auf das Froschei. Arch. f. Microsc. Anat. 24. Bd. 1885.*

Born, G. *Ueber Druckversuche an Froscheiern. Anat. Anz. 8. Bd. 1893.*

Born, G. *Ueber neue Compressionsversuche an Froscheiern. Vorl. Mitth. 72. Jahrg. Ber. Schles. Ges. Vat. Cultur. 1894.*

Chiarugi, G. *Produzione sperimentale di duplicità embrionali in uova di salamandrina perspicillata. Mon. Zool. ital. 9. Ann. 1898.*

v. Ebner, V. *Die äussere Furchung des Tritoneis und ihre Beziehung zu den Hauptrichtungen des Embryo. Festschr. f. Rollet. 1893.*

Endres, H., *u.* **Walter, H. G.** *Anstichversuche an Eiern von Rana fusca. I. Arch. f. Entw.-Mech. 2. Bd. 1895.*

Endres, H. *Anstichversuche an Eiern von Rana fusca. II. Arch. f. Ent.-Mech. 2. Bd. 1895.*

Endres, H. *Ueber Anstich- und Schnürversuche an Eiern von Triton taeniatus. Jahr.-Ber. Schles. Ges. Vat. Cult. 1895.*

Herlitzka, A. *Contributo allo studio della capacità evolutiva dei due primi blastomeri nell' uovo di tritone (triton cristatus). Arch. f. Entw.-Mech. 2. Bd. 1896.*

Herlitzka, A. *Sullo sviluppo dei embrioni completi da blastomeri isolati di uova di tritone (Molge cristata). Arch. f. Entw.-Mech. 4. Bd. 1897.*

Hertwig, O. *Ueber den Werth der ersten Furchungszellen für die Organbildung des Embryo. Arch. f. Micr. Anat. 42. Bd. 1893.*

Kopsch, F. *Ueber das Verhältniss der embryonalen Axen zu den drei ersten Furchungsebenen beim Frosch. Intern. Monatsschr. f. Anat. und Physiol. 17. Bd. 1900.*

Morgan, T. H. *Half-Embryos and Whole-Embryos from one of the first two Blastomeres of the Frogs Egg. Anat. Anz. X. Jahrg. 1895.*

Morgan, T. H. *The Development of the Frogs Egg. New York 1897.*

Newport, G. *Researches on the Impregnation of the Amphibia and on the Early Stages of Development of the Embryo. Philos. Trans. Roy. Soc. London. 1851.*

Pflüger, E. *Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Theilung der Zellen. Pflüger's Archiv f. d. ges. Physiologie. 31. Bd. 1883.*

Pflüger, E. *Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Theilung der Zellen und auf die Entwicklung des Embryo. Arch. f. d. ges. Phys. 32. Bd. 1883.*

Pflüger, E. *Ueber die Einwirkung der Schwerkraft und anderer Bedingungen auf die Richtung der Zelltheilung. Arch. f. d. ges. Phys. 34. Bd. 1884.*

Roux, W. *Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen. II. Bd. Leipzig. 1895.*

Roux, W. *Ueber die Zeit der Bestimmung der Hauptrichtungen des Froschembryo. Leipzig. 1883. Ges. Abh. No. 16.*

Roux, W. *Ueber die Bestimmung der Hauptrichtungen des Froschembryo im Ei und über die ersten Theilungen des Froscheis. Bresl. ärztl. Zeitschr. 1885. Ges. Abh. No. 20.*

Roux, W. *Die Bestimmung der Medianebene des Froschembryo durch die Copulationsrichtung des Eikernes und des Spermakernes. Arch. f. Micr. Anat. 29. Bd. 1887. Ges. Abh. No. 21.*

Roux, W. *Ueber die künstliche Hervorbringung „halber" Embryonen durch Zerstörung einer der beiden ersten Furchungszellen, sowie über Nachentwicklung (Postgeneration) der fehlenden Körperhälfte. Virchow's Arch. 114. Bd. 1888. Ges. Abh. No. 22.*

Roux, W. *Zur Frage der Axenbestimmung des Embryo im Froschei. Biol. Centralbl. 8. Bd. 1888.*

Roux, W. *Ueber die ersten Theilungen des Froscheis und ihre Beziehungen zu der Organbildung des Embryo. Anat. Anz. 8. Bd. 1893. Ges. Abh. No. 29.*

Roux, W. *Die Methoden zur Hervorbringung halber Froschembryonen etc. Anat. Anz. 9. Bd. 1894. Ges. Abh. No. 31.*

Roux, W. *Bemerkungen zu O. Schultze's Arbeit über das erste Auftreten der bilateralen Symmetrie etc. Arch. f. Entw.-Mech. 9. Bd. 1900.*

Samassa, P. *Studien über den Einfluss des Dotters auf die Gastrulation und die Bildung der primären Keimblätter der Wirbelthiere. II. Amphibien. Arch. f. Entw.-Mech. 2. Bd. 1895.*

Schultze, O. *Die künstliche Erzeugung von Doppelbildungen bei Froschlarven mit Hilfe abnormer Gravitationswirkung.* Arch. f. Entw.-Mech. 1. Bd. 1894.
Schultze, O. *Ueber das erste Auftreten der bilateralen Symmetrie im Verlaufe der Entwicklung.* Arch. f. Micr. Anat. 55. Bd. 1899.
Wetzel, G. *Ueber die Bedeutung der circulären Furche in der Entwicklung der Schultze'schen Doppelbildungen von Rana fusca.* Arch. f. Micr. Anat. 46. Bd. 1895.

9. Versuche an Echinodermen.

Gerade so wie für das Amphibienei können wir auch für die Eier der Echinodermen annehmen, dass die Hauptaxen des Embryos schon im ungefurchten Ei durch irgend welche uns nicht näher bekannte Structurverhältnisse bestimmt sind. (Ueber die Zeit und Art der Bestimmung der Hauptaxe siehe unten den Abschnitt „Ueber die Bestimmung der Richtung der ersten Furche"). Nur ist hier diese Structur nicht etwa durch Vertheilung von Pigment und Dottersubstanzen (wie beim Amphibienei) kenntlich gemacht. Man kann vielleicht mit Driesch annehmen, dass im Echinodermenei jedem kleinsten Plasmatheilchen eine bestimmte Polarität zukommt, und dass die Bestimmung der Hauptaxe dadurch gegeben ist, dass alle Theilchen zu einander gleichmässig orientirt sind. In gleicher Weise würde durch die Annahme eine bilateralen Polarität und entsprechender Orientirung der Theilchen die Transversalaxe des Embryos fixirt sein[1]).

Dem Echinodermenei und den Embryonen der ersten Stadien kommt die Fähigkeit zu, Störungen, welche (durch Substanzverluste oder durch Verlagerung von Theilchen) in jener typischen Anordnung gesetzt werden, auf deren Vorhandensein die normale Entwicklung beruht, in bewunderungswürdiger Weise durch regulatorische Umordnungen wieder auszugleichen, so dass ein normaler (nach Substanzverlusten entsprechend verkleinerter) Embryo erzeugt wird. Wir wollen, um uns über diese Vorgänge zu orientiren, zunächst Versuche, welche hinsichtlich des Regulationsvermögens der Echinidenblastula angestellt wurden, in's Auge fassen. Driesch hat Blastulae von Seeigeln mit einer feinen Scheere zerschnitten. An den so entstandenen, halbkugelförmigen (aber häufig anfangs etwas gefältelten) Bruchstücken legten sich zunächst die Wundränder linear zusammen und verwuchsen. Es entstand nach Verheilung der Wunde eine kleine, kugelige Blastula, welche sich normal weiter entwickelte und einen vollkommenen kleinen Pluteus lieferte. Hierbei müssen, wie eine einfache Ueberlegung zeigt, die Zellen der Blastula zum Theil in anderer Weise zur Verwendung kommen, als dies in der unverletzten Larve der Fall gewesen wäre. Nehmen wir an, dass die Schnittrichtung (Fig. 36, *A*) senkrecht zur Hauptaxe (*a b*) geführt worden wäre, so würde die Zelle *x* ursprünglich dazu bestimmt gewesen sein, im Aequator der Larve zu liegen und an den dort entstehenden Organbildungen zu participiren. Nach ausgeführter Operation kommt sie aber jedenfalls an eine ganz andere Stelle der kleinen Blastula zu liegen und wird demnach auch in anderer Weise verwendet. Das Gleiche gilt für den Fall, wenn der Schnitt eine meridionale Richtung

---

[1]) Die hier entwickelte Auffassung dürfte vielleicht durch die wichtigen neueren Ermittlungen Boveri's eine Abänderung erfahren. Boveri fand an dem Ei von Strongylocentrotus lividus eine durch sichtbare Differenzirung gekennzeichnete, die normale Entwicklung beherrschende Polarität. Vgl. Boveri, Ueber die Polarität des Seeigel-Eis. Verh. phys.-med. Ges. Würzburg. N. F. 34. Bd. 1901.

hatte (Fig. 36, *B*), in welchem Falle beispielsweise die Zellen x und y durch die Vereinigung der Wundränder nahe an einander gerückt werden, während sie in der normalen Larve um den halben Umkreis

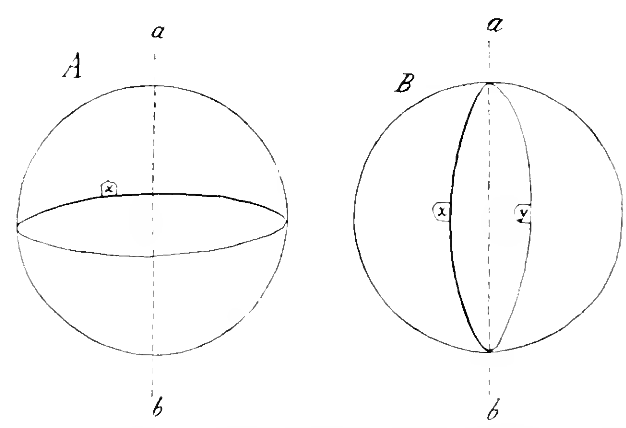


Fig. 36. Schemata zu DRIESCH's Versuchen der Blastuladurchschneidung bei Echiniden. *ab* Primäraxe. Bezüglich der Bedeutung der Figuren ist der Text einzusehen.

von einander entfernt waren. Auch hier müssen die Zellen nach der Operation in anderer Weise verwendet werden.

Ueber die Umdifferenzirungsvorgänge, welche hierbei stattfinden müssen, kann man sich im Anschlusse an die früher erwähnte Vorstellung von DRIESCH folgendes Bild entwerfen. Man kann vielleicht annehmen, dass jede einzelne Zelle der Blastula eine polare Differenzirung ihrer Substanz und gleiche Orientirung entsprechend den

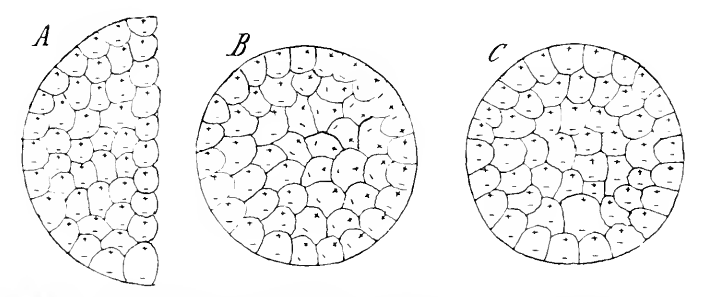


Fig. 37. Schemata der hypothetischen Umordnungsvorgänge in den Halblarven der Echiniden. Im Anschlusse an DRIESCH.

Verhältnissen im ungefurchten Ei aufweist. In der durch die Durchschneidung erzeugten Hälfte werden die Blastomere zunächst noch diese von ihrer Lage in der ganzen Blastula abhängige Orientirung ihrer Substanzen erkennen lassen (Fig. 37, *A*). Wenn aber nach erfolgter Wundheilung eine kleine Blastula hergestellt wurde, so ist diese Orientirung anfangs gestört (Fig. 37, *B*), und es muss erst in jeder einzelnen Zelle eine Umordnung der Substanzen stattfinden (Fig. 37 *C*), durch welche eine der ursprünglichen gleichende Orientirung

der Theilchen hergestellt wird. Thatsächlich hat DRIESCH bei gewissen Versuchen beobachtet, dass derartige Blastulae oft lange Zeit umherschwimmen, bevor sie sich zu weiterer Entwicklung anschicken, und diese anscheinende Ruhepause der Entwicklung auf die inzwischen vor sich gehenden Umordnungsprocesse bezogen.

Der angeführte Versuch von DRIESCH beweist, dass in der Echinidenblastula noch sämtliche Zellen in Bezug auf ihr Entwicklungsvermögen gleichwerthig sind, und dass jede Zelle an jeder beliebigen Organbildung sich betheiligen kann. Es sind noch nicht gewisse Zellen für die Bildung der Entoderms derart determinirt, dass aus ihnen nur Entoderm und nichts Anderes werden kann. Es sind noch alle Zellen hinsichtlich ihrer prospectiven Potenz unter einander gleich. Die Echinidenblastula ist demnach ein harmonisch-aequipotentielles System. Ueber das, was schliesslich aus der Zelle wird (ihre prospective Bedeutung), entscheidet die Lage der Zelle in dem nach seinen Axenverhältnissen bereits ganz bestimmt determinirten Ganzen. „Die prospective Bedeutung der Zelle ist eine Function ihrer Lage.“ (DRIESCH.)

Unter der Annahme solcher regulatorischer Vorgänge, durch welche nach erfolgten Störungen das ursprüngliche, über die Determinirung der einzelnen Theilchen entscheidende System durch ein später entstandenes ersetzt werden kann, sind die Resultate zahlreicher Versuche und Erfahrungen an Echinodermen-Eiern zu verstehen, von denen wir nur einige anführen wollen. LOEB brachte Eier von Arbacia nach der Befruchtung in Seewasser, welches mit 100% destillirten Wassers verdünnt war. In Folge dessen platzte die Eimembran, und es floss ein Theil des Ei-Inhaltes als Extraovat aus. Der Vorgang war in gleicher Weise an ungefurchten wie an

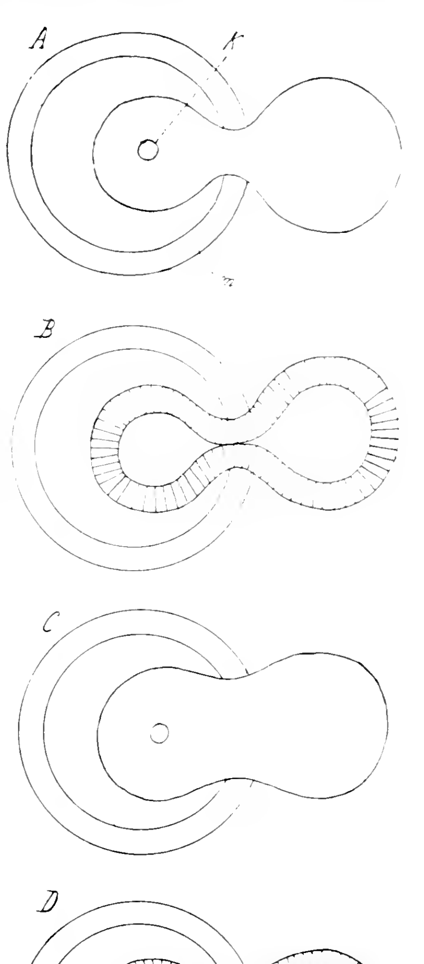


Fig. 38. *A* und *C* Entstehung von Extraovaten an Eiern von Arbacia durch Einwirkung von Verdünnung des Seewassers. *K* Eikern, *m* Membran.

B und *D* aus *A* und *C* hervorgegangene Blastulae. Aus *D* entwickelt sich später ein einziger Pluteus, *B* dagegen zerfällt durch Durchschnürung in zwei kleine Blastulae, aus deren jeder ein Miniatur-Pluteus hervorgeht. (Nach LOEB.)

Eiern verschiedener Furchungsstadien zu beobachten. In vielen Fällen entwickelte sich sodann das Extraovat zu einer kleinen Blastula und das in der Membran verbliebene Material zu einer zweiten, und beide können normale Plutei liefern. Sind Extraovat und das restirende Furchungsmaterial mit einander in Zusammenhang geblieben, so kann die Entscheidung darüber, ob ein einfacher Embryo

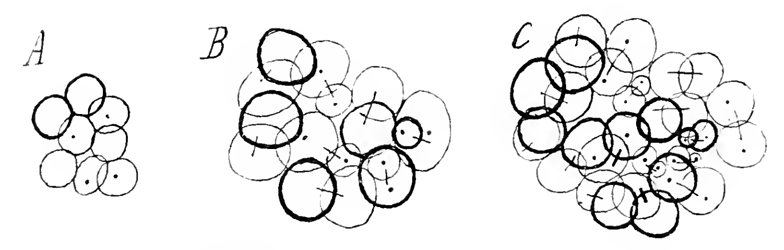


Fig. 39. Furchungsstadien von Echinus microtuberculatus mit Derangement der Blastomere (nach DRIESCH).

Es wurden Furchungsstadien des achtzelligen Stadiums, welches aus zwei über einander liegenden Kränzen von je vier Zellen besteht, geschüttelt, so dass die Blastomere in ihrer Lage zu einander gestört wurden. In *A* sind die vier Zellen des animalen Kranzes durch Punkte gekennzeichnet. *B* und *C* (spätere Stadien dieses Objectes) zeigen, dass jede Zelle sich so furcht, wie sie es im normalen Verbande gethan haben würde.

Man erhält aus derartig derangirten Furchungsstadien normale Plutei.

(durch Zusammenfliessen der beiden Blastulae) oder Zwillingsbildung hervorgeht, noch erst in späteren Stadien stattfinden. In ähnlicher Weise sah DRIESCH unter dem Einflusse von Wärme aus einem Ei zwei kleine Blastulae hervorgehen. Ein anderer hier zu erwähnender

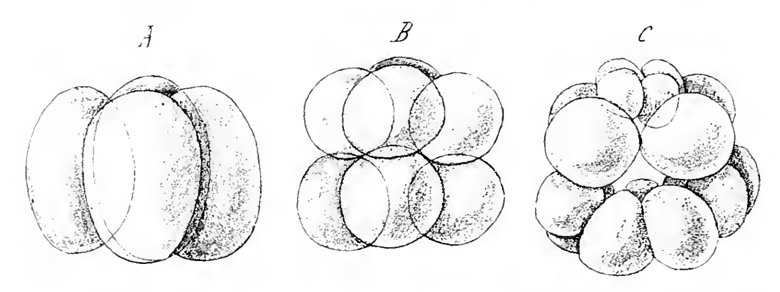


Fig. 40. Normale Furchung der Seeigel (im Anschlusse an DRIESCH, nach SELENKA).

A vierzelliges, *B* achtzelliges, *C* sechzehnzelliges Stadium.

Versuch von DRIESCH besteht darin, dass Furchungsstadien von Echinus im 8zelligen Stadium, welches normaler Weise (vgl. Fig. 40, *B*) aus zwei über einander liegenden Kränzen von je 4 Zellen besteht, durch Schütteln derartig derangirt wurden, dass sämmtliche acht Zellen mehr oder weniger in einer Ebene lagen (Fig. 39, *A*). Es erfolgten hierauf sehr verschiedene Furchungsstadien, indem jede Zelle sich zwar so weiter furchte, wie sie es im Verbande gethan haben würde (z. B. bildeten die vier animalen Zellen die Micromere),

aber die Lage der Zellen zu einander vollständig verändert war (Fig. 39, *B* u. *C*). Da diese Furchungsstadien sich im weiteren Verlaufe zu normalen Larven entwickelten, so müssen wir auch hier eine Herstellung des auf die Entwicklung des normalen Ganzen gerichteten Systems unter Umordnungs- oder Umdifferenzirungsprocessen an den einzelnen Blastomeren in der Weise, wie wir sie früher geschildert haben, annehmen.

Die letztgenannten Versuche führen uns zu den Ermittlungen bezüglich der ersten Furchungsstadien, spec. bezüglich der entwicklungsmechanischen Fähigkeiten der $^1/_2$ Blastomere. Die Echinodermeneier, vor Allem die Eier der Seeigel, bieten ein Material, welches sich zu Versuchen nach dieser Richtung vorzüglich eignet. Die ersten diesbezüglichen Versuche wurden von Fiedler und Driesch

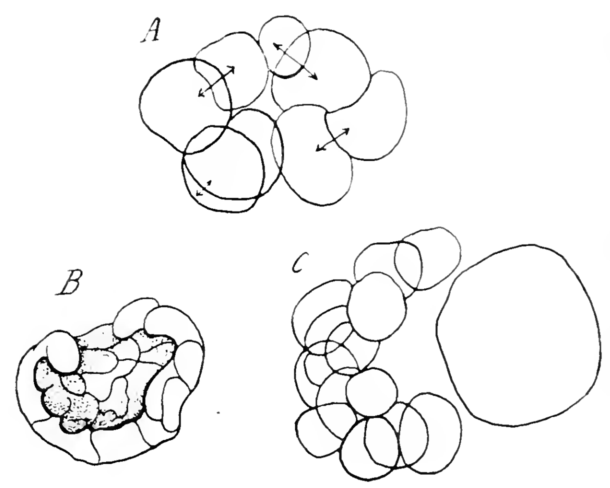


Fig. 41. Halbbildungen von Echinus, aus durch Schütteln isolirten $^1/_2$ Blastomeren gezogen (nach Driesch).
A Halbbildung, aus acht Zellen bestehend (halbes 16-Stadium): man vgl. das normale sechzehnzellige Stadium in Fig. 40, *C*.
B Zu Ende der Furchung: die Halbkugel ist im Schluss begriffen.
C Die eine, getödtete Hälfte des Embryos hat sich nicht weiter entwickelt: die andere stellt ein halbkugelförmiges, vorgeschrittenes Furchungsstadium dar, welches dem todten $^1/_2$ Blastomer dicht anliegt.

angestellt. Man kann sich der Methode bedienen, die beiden ersten Furchungskugeln durch Nadeln zu isoliren, oder man kann diese Isolation durch Schütteln oder noch besser durch Züchtung in Ca-freiem Medium (vgl. p. 43 ff.) hervorrufen. Hier wird also der Versuch unter anderen Bedingungen vorgenommen als beim Froschei. Bei letzterem bleibt die operirte Eihälfte neben der sich weiter entwickelnden liegen. Beim Echinodermenei haben wir es mit isolirten Blastomeren zu thun. Diese Verhältnisse würden also eher den Durchschnürungsversuchen von Herlitzka an Tritoneiern zu vergleichen sein.

An mit der Schüttelmethode isolirten Blastomeren des Zweizellenstadiums von Echinus microtuberculatus beobachtete Driesch, dass die Furchung sich zunächst nach dem Typus der Halbbildung fortsetzte (Fig. 41). Die Furchungsstadien stellten eine richtige Hälfte des normalen Embryos dar, und es kam zum Schlusse ein aus zahlreichen Furchungskugeln bestehendes Gebilde zu Stande, welches das Aussehen einer offenen Halbkugel mit polar differenzirter Oeffnung hatte. An diesen Stadien erschien aber die Mündung bereits vielfach etwas verengt (Fig. 41, *B*), und indem diese Verengung durch Gleiten der

Zellen an einander immer zunahm, wurde die Oeffnung geschlossen, und es kamen schliesslich normale Blastulae zu Stande, welche die halbe Grösse der typischen Blastula aufwiesen, aber sich sonst in nichts von derselben unterschieden. Aus diesen Blastulastadien entwickelten sich normale Gastrulae und schliesslich Pluteusstadien, die, abgesehen von ihrer Grösse, vollkommen normal gebildet waren.

Es muss erwähnt werden, dass die getrennten 1/2 Blastomere sich nicht sofort zur Kugel abrunden, sondern annähernd die Gestalt der Halbkugel beibehalten. Wir können hieraus schliessen, dass auch die Anordnung der Theilchen im Inneren nach der Trennung keine Aenderung erfahren hat, und in Folge dessen erscheinen auch die nächsten Furchungsstadien als Halbbildungen. Wenn in späteren Stadien der Keim in zahlreiche Zellen aufgetheilt ist, so erfolgt die Regulation zum verkleinerten Ganzen auf dieselbe Weise, wie wir dies oben (p. 110) auseinandergesetzt haben, indem zunächst durch Gleiten der Zellen der Defect geschlossen und ein kugelförmiges Blastulastadium hergestellt wird, in welchem sodann durch Umarbeitung der Substanz der einzelnen Zellen im Sinne des neuen sich etablirenden Systems eine Neudeterminirung der Elemente vorgenommen wird.

In manchen Fällen kommt es bei Echinus zu keiner Ausbildung von halbkugelförmigen Furchungsstadien, sondern der Keim hat von Anfang an einen mehr compacten Character, indem durch frühzeitiges Gleiten der Zellen ein innigerer Anschluss bewerkstelligt wird. Auch hier hat die Furchung in Hinsicht auf Zahl und Merkmale der Zellen den Character der Halbfurchung. Bei Sphaerechinus ist dies Verhalten das gewöhnliche. Dagegen hat Strongylocentrotus nach Zoja offene 1/2 Blastulae, wie wir sie oben für Echinus als typisch beschrieben haben.

Durch Isoliren von Zellen des vierzelligen Stadiums kann man Furchungsbilder erhalten, welche einem Viertel oder drei Vierteln des normalen Bildes entsprechen und sich aber auch hier schliesslich zu vollständigen Blastulastadien umwandeln.

Neuere Versuche von Driesch an Echinidenblastomeren, welche mittelst der von Herbst gefundenen Methode der Züchtung in kalkfreiem Medium (vgl. oben p. 43 ff.) isolirt wurden, lieferten z. Th. eine Bestätigung der oben erwähnten Resultate, z. Th. bedeutungsvolle Ergänzungen. Es gelang Driesch auf diese Weise isolirte 1/8, 1/16 und 1/32 Blastomere aufzuziehen. Es zeigte sich hierbei (ähnlich wie bei den Versuchen von Wilson an Amphioxus; vgl. unten p. 124) eine mit dem Fortschreiten der Furchung abnehmende Entwicklungsfähigkeit der isolirten Blastomere. Während isolirte 1/2 und 1/4 Blastomere noch Plutei liefern, produciren 1/8 Blastomere nur mehr Gastrulae mit dreigliedrigem Darm und ganz rudimentärer Skeletanlage, und isolirte Mesomere des 16-zelligen Stadiums nur mehr Gastrulae ohne Gliederung des Darmes; aus den 1/32 Blastomeren schliesslich konnten nur mehr Blastulae gezogen werden. Diese Einschränkung des Entwicklungsvermögens mag vielleicht mit der Verringerung der Zellenzahl in den Miniaturkeimen in einem gewissen Zusammenhang stehen.

Da mit dem Auftreten der dritten (aequatorialen) Furche (Fig. 40 C) das Material der vegetativen Hälfte des Keimes von dem der animalen geschieden wird, so kommt naturgemäss den Versuchen mit isolirten 1/8 Blastomeren eine besondere Bedeutung zu. Es zeigte

sich, dass sowohl Blastomere des animalen wie solche des vegetativen Zellenkranzes normale Blastulae zu liefern im Stande sind, dass beide Sorten sich aber doch in gewisser Hinsicht verschieden verhalten, wie dies schon noch einige Angaben ZOJA's vermuthet werden konnte. Die animalen Blastomere sind sehr hinfällig. Viele werden im Blastulastadium körnig und krank oder sterben ab. Diejenigen unter ihnen, welche am Leben bleiben, liefern aber sämmtlich muntere, wohlentwickelte Gastrulae. Die vegetativen Blastomere hingegen bilden fast durchwegs glashelle, gesund scheinende Blastulae, von denen aber nur ein verhältnissmässig geringer Procentsatz gastrulirt, und die so erzeugten Gastrulae sind nicht alle correct ausgebildet. Viele Larven bilden sich zu merkwürdigen, langbewimperten und trotzdem bewegungslosen Blastulae um, die sich tagelang unverändert erhalten (Fig. 42).

Es weisen demnach die animalen und vegetativen $^1/_8$ Blastomere eine Regulirbarkeit von verschiedener Intensität auf. DRIESCH nimmt als Ursache dieser Erscheinung ein mit fortschreitender Entwicklung zunehmendes Starrerwerden der specifischen Eiorganisation an, welches sich an den Zellen der vegetativen Hälfte früher etablirt als an denen der animalen, daher die letzteren im Allgemeinen leichter zu schädigen sind, aber mit grösserer Correctheit regulatorische Umbildungen vollziehen. Erst in zweiter Linie glaubt DRIESCH intracelluläre Verlagerungen von Eisubstanzen während der Furchung (auf welche CONKLIN neuerdings hingewiesen hat) zur möglichen Erklärung dieser Erscheinungen heranziehen zu dürfen.

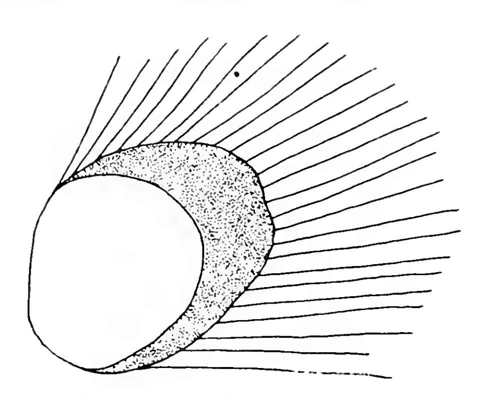


Fig. 42. Langwimperblastula, aus einem isolirten, vegetativen $^1/_8$ Blastomer von Echinus gezogen (nach DRIESCH).

Es sei erwähnt, dass wir als animale Zellen jene bezeichnet haben, welche im 16-zelligen Stadium Micromeren bilden. Diese Orientirungsweise schliesst sich an SELENKA an. Ihre Richtigkeit wird aber von DRIESCH angezweifelt, welcher gerade mit Rücksicht auf die erwähnten Befunde vermuthet, dass der Micromerenpol des Eis der Stelle der späteren Gastrulation entspricht. Vgl. diesbezüglich die pag. 109 citirten Ermittlungen BOVERI's.

Es gelang DRIESCH, aus Anlass der erwähnten Versuche die Zahl der Zellen der normalen Blastula von Echinus in genauerer Weise zu bestimmen. Während sich die Meso- und Makromere des 16-zelligen Stadiums bis zur Erreichung des bewimperten Blastulazustandes noch in 64 Stücke theilen, liefern die 4 Mikromere nur mehr je 10 Zellen. Die Gesammtzahl der Blastulazellen beläuft sich sonach auf $12 \times 64 + 40 = 808$ Zellen. Der Grösse nach sind die Zellen sämmtlich ungefähr einander gleich: nur die Abkömmlinge der Makromere sind um die Hälfte grösser. Es entspricht das Stadium, in welchem die Zellen Wimpern erhalten und epithelialen Character annehmen (das

Blastulastadium), der 10. Theilung, und würden, wenn die Micromere nicht in der Theilung zurückblieben, 1024 Zellen vorhanden sein müssen.

Bezüglich der Zahl von Zellen, aus denen einzelne Organe von Zwerglarven, die aus $^1/_2$, $^1/_4$ etc. Blastomeren gezogen wurden, zusammengesetzt sind, kam DRIESCH in Uebereinstimmung mit anderen, früher gemachten Beobachtungen zu dem Ergebniss, dass dieselbe dem „Keimwerth“ der entsprechenden Bildung proportional ist, derart, dass z. B. Gastrulae aus $^1/_2$ Blastomeren die halbe-, aus $^1/_4$ Blastomeren die Viertel-, aus $^1/_8$ Blastomeren die Achtel-Zellenzahl der normalen Larve enthalten. Es müssen in diesem Falle die Zellen die gleiche Grösse haben wie in der Norm. Wir werden auf diese Fragen noch unten zurückkommen.

Wir sind hier dem Begriffe des Keimwerthes näher getreten. Darunter ist zu verstehen, aus welchem Bruchtheile des Eis irgend eine Zwergbildung hervorgegangen ist. Es bezieht sich dieser Ausdruck sonach auf die relative Grösse oder die Volumina der Ausgangspunkte der Entwicklung. DRIESCH hat die Relation des Volumens der Zwergbildungen zu ihrem Keimwerthe bestimmt und gefunden, dass die Volumina der entstandenen Larven kleiner sind, als man ihrem Keimwerthe nach vermuthen würde. Die Fig. 43 gibt die Umrisse der $^1/_1$, $^1/_2$, $^1/_4$ und $^1/_8$ Blastula, und man erkennt, dass die $^1/_4$ Blastula den halben Radius der $^1/_1$ Blastula besitzt. Es ergab sich, dass

die $^1/_2$ Blastula weniger als $^1/_3$,
" $^1/_4$ " genau $^1/_8$,
" $^1/_8$ " etwa $^1/_{20}$

der normalen Blastulagrösse repräsentirt, und ähnlich verhalten sich auch die Grössen der entsprechenden Gastrulae, Plutei, sowie die der einzelnen Organe dieser Formen. Es verdienen die gefundenen Relationen deshalb besondere Beachtung, weil verschiedene Autoren aus dem Volumen gelegentlich beobachteter Zwerglarven auf ihren Keimwerth geschlossen haben und deshalb dazu geführt wurden, für letzteren zu niedrige Zahlen anzunehmen.

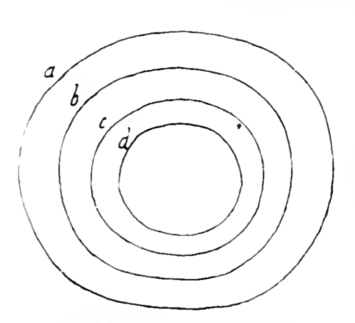


Fig. 43. Die vier in einander gezeichneten Kreise *a*—*d* stellen die Umrisse der $^1/_1$, $^1/_2$, $^1/_4$ und $^1/_8$ Blastula von Sphaerechinus dar.
a Umriss der $^1/_1$ Blastula
b " " $^1/_2$ "
c " " $^1/_4$ "
d " " $^1/_8$ "
Man beachte, dass der Durchmesser von *C* ($^1/_4$ Blastula) ungefähr die Hälfte dessen der $^1/_1$ Blastulae (*a*) beträgt. (Nach DRIESCH.)

Zur Erklärung dieser zunächst etwas verblüffenden Relation der Volumina macht DRIESCH auf die wichtige Thatsache aufmerksam, dass unter diesen Verhältnissen die Oberflächen gleicher Entwicklungsstadien aus isolirten Blastomeren sich zu einander verhalten wie ihr Keimwerth. Wenn man nach den Maassangaben von DRIESCH die Oberflächen der $^1/_1$, $^1/_2$, $^1/_4$ und $^1/_8$ Blastula von Sphaerechinus berechnet, so ergibt sich in der That, dass die gefundenen Werthe ungefähr in dem Verhältniss von 8 : 4 : 2 : 1 stehen. Da man nun aus den oben angeführten, für die Zahl der Mesenchymzellen gefundenen Daten entnehmen kann, dass die Zahl der Zellen in den Theillarven dem Keimwerth proportional ist, so ergibt sich hieraus, dass nicht nur die Grösse der Blastulazellen eine für alle

verschiedenen Fälle (1/1, 1/2, 1/4 und 1/8 Larven) constante ist, sondern auch, dass der Antheil, welchen jede einzelne Zelle an der gemeinsamen Oberfläche nimmt, eine constante Grösse ist. Es geht mit anderen Worten aus diesen Thatsachen hervor, dass nicht bloss das Volumen, sondern auch die Form der einzelnen Zellen eine fixe oder constante ist.

Wir müssen uns daran erinnern, dass die Embryonen und Larven der meisten Formen zunächst aus einfachen epithelialen Schichten bestehen und also eine vorwiegend flächenhafte Anordnung der Zellen erkennen lassen. Unter diesem Gesichtspunkte wird uns das von Driesch gefundene Gesetz der Proportionalität der Oberflächen mit dem Keimwerthe einigermaassen verständlich.

Bei den Versuchen von O. Schultze, Morgan und Herlitzka werden — soviel wir wissen — sofort nach erfolgter Störung die 1/2 Blastomere des Amphibieneis auf Ganzbildung eingestellt, und die Entwicklung verläuft von Anfang an unter dem Bilde einer in verkleinertem Maassstabe ausgeführten normalen Entwicklung. Beim Echinodermenei dagegen verfolgt das isolirte 1/2 Blastomer zunächst noch die Wege der Halbbildung, und erst später wird das hieraus gelieferte Material auf das verkleinerte Ganze umgearbeitet. Mit den für das Amphibienei geschilderten Processen der Postgeneration lässt sich diese Umarbeitung nicht direct vergleichen, da in beiden Fällen doch andere Vorgänge zu Grunde liegen, wie aus den obigen Schilderungen (p. 100 u. 110) hervorgeht.

Der Umstand, dass isolirte 1/2 Blastomere von Echiniden sich zunächst meist „halb“ furchen, beweist, dass hier (im Unterschiede vom Froschei) das bereits im Ei gegebene System von axialen Determinationsrichtungen ein ziemlich starres und nicht leicht zu veränderndes ist. Dass dieses System schon vor Ausbildung der ersten Furche fixirt ist, beweisen Versuche von Driesch, welcher untersuchte, nach welchem Typus sich befruchtete Seeigeleier furchen, denen durch Schütteln ein beträchtliches Stück ihres Zellleibes abgebrochen worden war. Es stellte sich heraus, dass in diesem Falle meist — wie bei den isolirten 1/2 Blastomeren — Halbfurchung oder Theilfurchung eintrat. Ja, das Gleiche trat auch bei Bruchstücken von Eiern ein, welche erst nach dem Schütteln befruchtet wurden. Es beweist dies, dass das Seeigelei bereits vor der Befruchtung eine auf Herstellung des typischen Ganzen eingestellte specifische Structur besitzt. Gewisse morphologische Beziehungen der Blastula, z. B. die Polarität derselben und die Bilateralität, sind bereits im unbefruchteten Ei präformirt.

Im Allgemeinen kann als Resultat der Versuche an Echinodermeneiern hervorgehoben werden: Isolirte Blastomere setzen zunächst den Gang der Entwicklung in der Regel so fort, wie wenn sie noch im Verbande der übrigen Blastomere stünden. Es geht hieraus hervor, dass die Entwicklung der betreffenden Theile des Embryos unter einem hohen Grade von Selbstständigkeit sich vollzieht. Jedenfalls ist das Vorhandensein der übrigen Theile des Embryos für die nach der Isolirung normal sich weiter entwickelnden Theile nicht nothwendig. Die Entwicklung derselben beruht also zunächst auf Selbstdifferenzirung. Später jedoch machen sich regulatorische Umlagerungen geltend, durch welche der defective oder Theilembryo zu einem verkleinerten Ganzen umgearbeitet wird. Es ergibt

sich hieraus, dass die prospectiven Potenzen der Blastomere bis zum Blastulastadium noch unter einander gleich sind. Denn jede Zelle kann in dem verkleinerten Ganzen in beliebiger Weise verwendet werden. Dagegen ist die prospective Potenz der Blastomere späterer Furchungsstadien nicht mehr gleich der des befruchteten Eis, da isolirte Zellen dieser Stadien wahrscheinlich sich nicht mehr zu einem kleinen Embyro entwickeln können. Es soll nicht untersucht werden, ob hier bloss der Mangel an Material die Ursache ist.

Das Vorhandensein dieses Umordnungsvermögens und die Gleichheit der prospectiven Potenzen der Zellen bis zum Blastulastadium machen es erklärlich, dass Furchungsstadien von Echiniden, deren Furchungstypus durch Furchung unter Pressung wesentlich abgeändert wurde, einen normalen Pluteus zu produciren im Stande sind. Vgl. oben p. 92 und unten p. 188 ff.

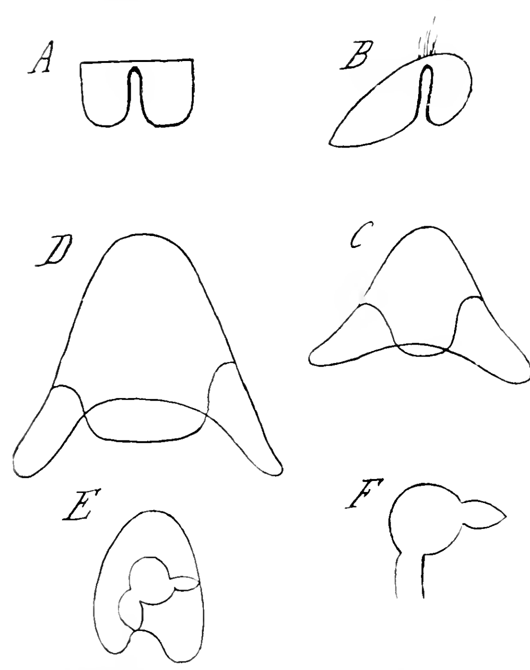


Fig. 44. *A* Gastrula von Sphaerechinus granularis, welcher die animale Hälfte weggeschnitten worden. *B* Gastrula nach Wegschneiden der vegetativen Hälfte. *C* ein aus solchen Gastrulis erzogener Pluteus. *D* Umriss eines normalen Pluteus zum Vergleich mit *C*. *E* Seitenansicht eines Zwergpluteus mit eingezeichnetem Darm. *F* Darm eines normalen Pluteus zum Vergleich mit *E*. (Nach Driesch.)

Wir schliessen hier die wichtigen Resultate an, zu denen Driesch bezüglich der prospectiven Potenzen der aus der Blastula zunächst hervorgehenden Organe geführt wurde. Bei den Echiniden entsteht durch Einwanderung von Zellen aus einem beschränkten Bezirke im Umkreise des vegetativen Poles das Mesenchym, worauf bald die Gastrulaeinstülpung an derselben Stelle erkennbar wird (vgl. Spec. Th. I p. 264). Der Urdarm theilt sich später durch zwei Einschnürungen in drei Abschnitte: Vorderdarm, Mitteldarm und Enddarm. Bei den Asteriden kommt für uns in Betracht, dass am Urdarm die Bildung der beiden Coelomsäcke sehr deutlich zu beobachten ist. Sie geht jener Theilung in drei Abschnitte voraus, und wir müssen den Darm nach Abschnürung der Coelomsäcke als secundären Urdarm bezeichnen.

Driesch zerschnitt mit einer feinen Scheere die Larven des Blastula- und Gastrulastadiums. Blastulatheile von Echinidenlarven, welche kurz nach dem Ausschwärmen aus der Eihaut und jedenfalls noch vor der Mesenchymbildung zerschnitten worden waren, waren fast ausnahmslos im Stande, sich zu einer kleinen Blastula

umzugestalten und durch Gastrulation den Urdarm zu liefern. Da unter diesen Stücken auch rein animale Hälften gewesen sein müssen, so geht hieraus hervor, dass die Bildung des Urdarms nicht an bestimmte Stellen der Blastula gebunden ist. Es ergibt sich die prospective Gleichheit der Blastulazellen. Hatte jedoch die Mesenchymbildung schon stattgefunden und die Gastrulation schon begonnen, so waren abgeschnittene animale Hälften, obgleich die Schnittwunde geschlossen wurde, nicht mehr im Stande, durch nochmalige Gastrulation einen neuen Urdarm zu produciren. Die prospective Potenz der Ectodermzellen ist also durch das Auftreten des Mesenchyms und des Urdarms gegenüber der der früheren Blastulazellen eingeschränkt worden. Sie können jetzt nicht mehr Entoderm liefern. Ebenso muss man annehmen, dass Entodermzellen des Urdarms nicht mehr im Stande sind, sich in Ectodermzellen umzuwandeln oder solche zu produciren. Die Potenzen der beiden Keimblätter sind bei den Echiniden specifisch beschränkt.

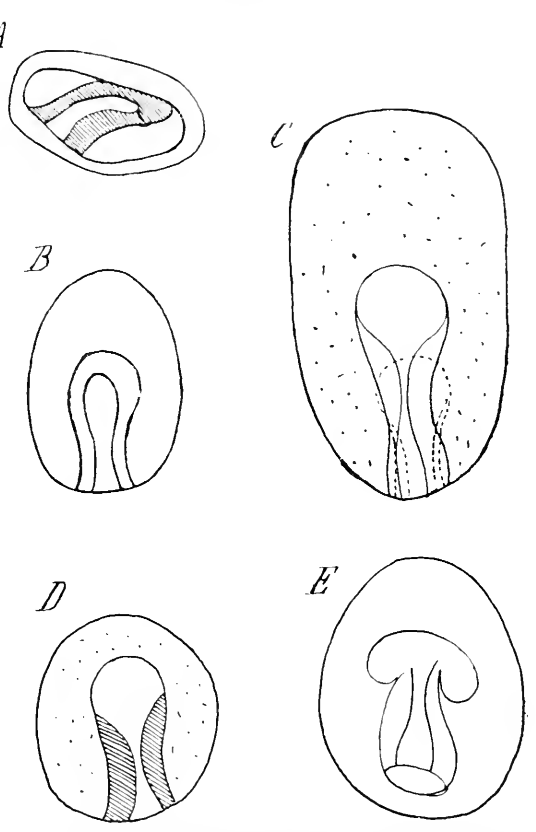


Fig. 45. *A* Gastrula von Asterias glacialis, der ein beträchtlicher Theil der animalen Hälfte weggeschnitten wurde. *B* Normale Gastrula im Umriss. *C* normale Mesenchymlarve im Umriss. Die punktirte Linie gibt den Umriss eines Darmes von einer Larve, die aus einer Gastrula von der in *A* abgebildeten Art erzogen wurde. *D* Zwergmesenchymlarve aus einer Gastrula der Art *A*. *E* eine gleiche im Begriffe, Coelomsäcke zu bilden (nach Driesch).

Das Gleiche wiederholt sich sodann bei der weiteren Entwicklung. Anfangs sind noch sämmtliche Zellen des Ectoderms einander gleichwerthig und können in beliebiger Weise verwendet werden, und dasselbe gilt für die Entodermzellen unter einander. Das geht daraus hervor, dass eine Larve, welcher das animale Drittel des Körpers und ein entsprechendes Stück des Urdarms weggeschnitten worden waren (Fig. 44 *A*), sich zu einem vollkommen normalen Pluteus entwickelt (Fig. 44 *C*), der weder hinsichtlich der ectodermalen, noch der entodermalen Bildungen irgend einen Defect aufweist (vgl. Fig. 44 *C* mit *D* und *E* mit *F*). Es ergibt sich hieraus,

dass z. B. die Entodermzellen noch nicht für die Herstellung bestimmter Bildungen des Urdarms specificirt sind. Ebenso werden bei Asteriaslarven, denen der vordere blasige Abschnitt des eben gebildeten Urdarms weggeschnitten wurde (Fig. 45 *A*), nachträglich durch Ausbildung einer neuen Endblase die beiden Coelomsäcke producirt (Fig. 45 *D* und *E*), und zwar in diesem Falle von Zellen, welche bei normaler Entwicklung andere Theile des Darmes zu liefern gehabt hätten (vgl. den Darmumriss in Fig. 45 *C* mit der punktirten Linie). Wird jedoch nach erfolgter Bildung der Coelomsäcke der vordere Theil der Larve, welcher die Coelomsäcke enthält, abgekappt, so ist der übrig bleibende Abschnitt des Darmes nicht mehr im Stande, die Coelomsäcke nochmals zu produciren (Fig. 46 *C*). Die prospective Potenz der Entodermzellen hat demnach durch die Bildung der Coelomsäcke eine weitere Einschränkung erfahren.

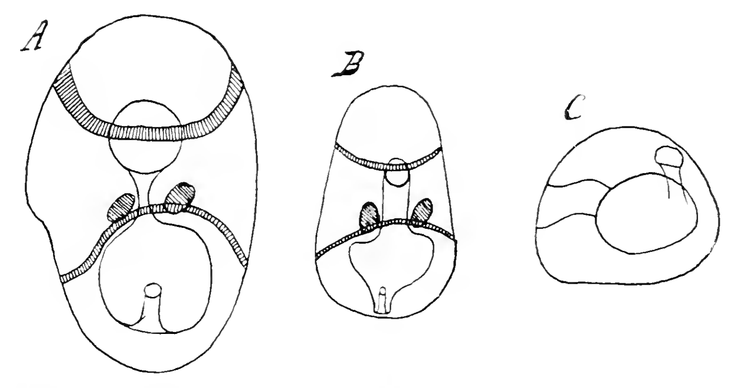


Fig. 46. *A* Normale Bipinnaria von Asterias glacialis von unten.
B Zwerg-Bipinnaria, aus dem vegetativen Stück einer Gastrula (vgl. Fig. 45 *A*) erzogen.
C Larve mit dreigliedrigem Darm, aber ohne Coelom, entstanden aus einem Stadium, an welchem man den animalen Theil mit den eben gebildeten Coelomsäcken weggeschnitten hatte. (Nach Driesch.)

Schon Driesch hat darauf hingewiesen, dass es voreilig sein würde, diese an Echinodermen erhaltenen Resultate sofort zu verallgemeinern. So ist z. B. nach den Untersuchungen von E. Bickford, Loeb u. A. der Stiel von Tubularia im Stande, nach Verlust des Köpfchens ein neues Köpfchen zu produciren. Die Einschränkung der prospectiven Potenzen während des Verlaufes der Entwicklung muss daher für jede einzelne Form durch besondere Untersuchungen festgestellt werden.

Wenn über die erste Entstehung oder Anlage eines Organs — wie wir nach den obigen Versuchen schliessen dürfen, die Lage desselben im Ganzen entscheidet, so werden wir für die erste Determination einen regulirenden Einfluss, den das Ganze auf die Theile ausübt, annehmen müssen. Ist aber diese Determinirung erst erfolgt, dann erscheint uns die Weiterbildung dieses Organs von den übrigen mehr unabhängig. Entscheidend hierfür ist besonders die Ausbildung normaler Plutei ohne Darmkanal nach Wärme-Einwirkung (vgl. oben p. 22), welche beweist, dass die Ausbildung ectodermaler Organe (auch der Mundbucht) von dem Vorhandensein des Darmkanals un-

abhängig sich vollzieht. „Sind also," sagt Driesch, „die Organe ihrer Anlage nach ausnahmslos die Folgen correlativen Geschehens im weitesten Sinne, so sind sie in ihrer Ausbildung im wahren Wortsinne Selbstdifferenzirung."

Litteratur.

Driesch, H. *Entwicklungsmechanische Studien. I. Der Werth der beiden ersten Furchungszellen in der Echinodermentwicklung. Experimentelle Erzeugung von Theil- und Doppelbildungen. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 53. Bd. 1892.*

Driesch, H. *Zur Theorie der thierischen Formbildung. Biol. Centralbl. 13. Bd. 1893.*

Driesch, H. *Entwicklungsmechanische Studien. III. Die Verminderung des Furchungsmaterials und ihre Folgen. (Weiteres über Theilbildungen.) IV. Experimentelle Veränderung des Typus der Furchung und ihre Folgen. (Wirkungen von Wärmezufuhr und Druck.) V. Von der Furchung doppelbefruchteter Eier. VI. Ueber einige allgemeine Fragen der theoretischen Morphologie. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 55. Bd. 1893.*

Driesch, H. *Entwicklungsmechanische Studien. VII. Exogastrula und Anenteria. (Ueber die Wirkung der Wärmezufuhr auf die Larvenentwicklung der Echiniden.) VIII. Ueber Variation der Micromerenbildung. (Wirkung von Verdünnung des Meerwassers.) IX. Ueber Vertretbarkeit der Anlagen von Ectoderm und Entoderm. X. Ueber einige allgemeine entwicklungsmechanische Ergebnisse. Mittheil. Zool. Stat. Neapel. 11. Bd. 1893.*

Driesch, H. *Zur Verlagerung der Blastomeren des Echideneis. Anat. Anz. 8. Bd. 1893.*

Driesch, H. *Betrachtungen über die Organisation des Eis und ihre Genese. Arch. f. Entw.-Mech. 4. Bd. 1896.*

Driesch, H. *Analytische Theorie der organischen Entwicklung. Leipzig. 1894.*

Driesch, H. *Die isolirten Blastomeren des Echinidenkeimes. Arch. f. Entw.-Mech. 10. Bd. 1900.*

Fiedler, C. *Entwicklungsmechanische Studien an Echinodermeneiern. Festschrift für Nägeli und Kölliker. Zürich. 1891.*

Loeb, Jacq. *Beiträge zur Entwicklungsmechanik der aus einem Ei entstehenden Doppelbildungen. Arch. f. Entw.-Mech. 1. Bd. 1895.*

Loeb, Jacq. *Ueber die angebliche gegenseitige Beeinflussung der Furchungszellen und die Entstehung der Blastula. Arch. f. Entw.-Mech. 8. Bd. 1899.*

Morgan, T. H. *Experimental Studies on Echinoderm Eggs. Anat. Anz. 9. Bd. 1894.*

Morgan, T. H. *Studies of the Partial Larvæ of Sphærechinus. Arch. f. Entw.-Mech. 2. Bd. 1895.*

Morgan, T. H. *Experimental Studies of the Blastula- and Gastrula-Stages of Echinus. Arch. f. Entw.-Mech. 2. Bd. 1895.*

Morgan, T. H. *A Study of Variation in Cleavage. Arch. f. Entw.-Mech. 2. Bd. 1895.*

Ziegler, H. E. *Ueber Furchung unter Pressung. Verh. Anatom. Gesellschaft. 1894.*

Ziegler, H. E. *Einige Beobachtungen zur Entwicklungsgeschichte der Echinodermen. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 6. Vers. Bonn. 1896.*

Zoja, R. *Sullo sviluppo dei blastomeri isolati dalle uova di alcune meduse (e di altri organismi). Arch. f. Entw.-Mech. 2. Bd. 1895.*

10. Versuche an Hydromedusen.

Wir haben die Betrachtung der Versuche am Amphibien- und Echinodermenei vorausgestellt, z. Th. aus historischen Gründen, z. Th. wegen der besonderen ihnen zukommenden Bedeutung. Wir müssen jetzt Versuche anreihen, die an anderen Formen angestellt wurden, und aus denen ersichtlich ist, dass die Eier verschiedener Thiere hin-

sichtlich der uns interessirenden Fragen ein sehr verschiedenes Verhalten zeigen.

Die isolirten Blastomere von Hydromedusen verhalten sich so, wie wir dies für das Tritonei bei den Einschnürungsversuchen

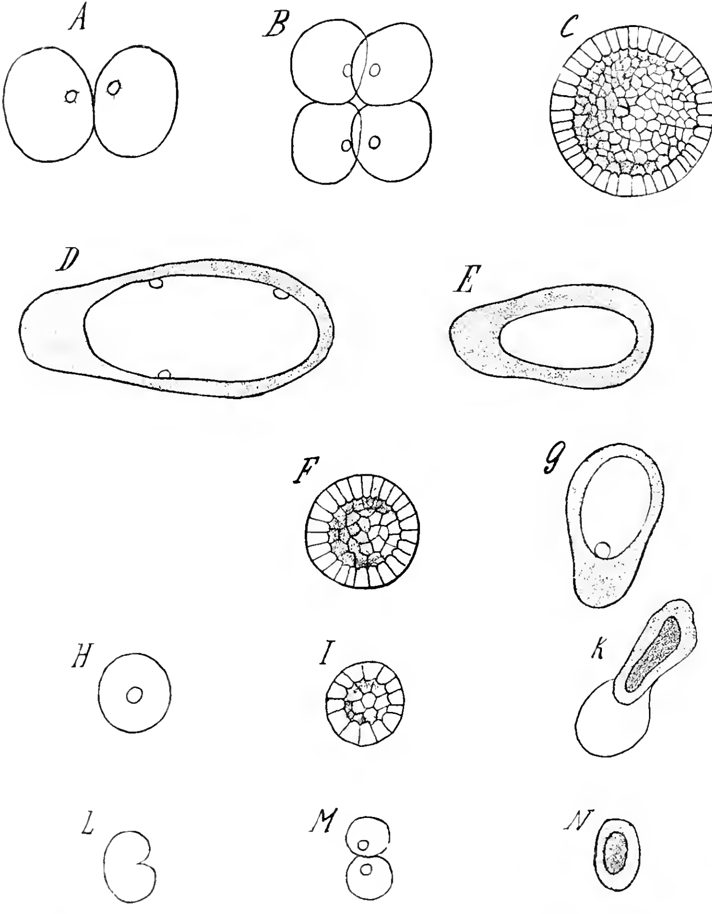


Fig. 47. *A* und *B* Furchung eines isolirten $1/2$ Blastomers von Laodice cruciata. *C* Blastulastadium, aus einem isolirten $1/2$ Blastomer entstanden.
D normale Planula. *E* Planula von halber Grösse aus einem isolirten $1/2$ Blastomer.
F Blastula und *G* Planula aus einem isolirten $1/4$ Blastomer.
H isolirtes $1/8$ Blastomer. *I* Blastula und *K* Planula, aus demselben hervorgegangen.
L isolirtes $1/16$ Blastomer in Zweitheilung, *M* die Zweitheilung vollendet. *N* daraus entstandene Planula von $1/16$ der normalen Grösse (nach Zoja).

von Herlitzka geschildert haben. Sie runden sich nach der Isolation ab, constituiren sich sofort als verkleinertes Ganzes, furchen sich wie ein kleines normales Ei und liefern entsprechend verkleinerte, aber sonst vollkommen normale Larven. Wir sind über ihr Verhalten durch die Versuche von Martha Bunting an Hydractinia und von Zoja an Clytia, Laodice, Mitrocoma, Liriope und Geryonia

orientirt. ZOJA isolirte mit Nadeln $1/2$, $1/4$, $1/8$ und $1/16$ Blastomere[1]) und konnte aus diesen noch entsprechend verkleinerte Planulalarven erziehen (Fig. 47). Aus den isolirten Blastomeren des zweizelligen und vierzelligen Stadiums wurden noch Hydroidpolypen erzogen (bei Clytia), bei Liriope aus dem isolirten $1/4$ Blastomer eine kleine Meduse mit vier primären Tentakeln. Die Furchung war in allen Fällen das vollkommene verkleinerte Abbild der normalen.

Entweder sind demnach bis zum 16-zelligen Stadium der Furchung die Zellen überhaupt noch nicht different geworden, oder, wenn dies der Fall ist, so haben sie doch noch die Fähigkeit, den ursprünglichen Zustand der Eizelle in sich wiederherzustellen.

Die Thatsache, dass ZOJA aus $1/2$ und $1/4$ Blastomeren noch Hydroidpolypen (resp. Medusen) erziehen konnte, während aus $1/8$ und $1/16$ Blastomeren nur Planulae erzeugt wurden, die sich nicht weiter entwickelten, ist vielleicht im Sinne einer mit fortschreitender Furchung abnehmenden Fähigkeit der Regeneration zu deuten, in Folge einer zu weit gediehenen Differenzirung der Zellen (vielleicht aber auch nur als Folge zu geringen vorhandenen Materials?).

Wir können ferner schliessen, dass das Vorhandensein sämmtlicher Blastomere des Keimes für die Erhaltung der Gestalt und der typischen Anordnung der Substanzen in jedem Blastomer nothwendig ist. Von letzteren hängt aber der jeweilige Determinationszustand des einzelnen Blastomers ab. In wie weit noch andere gestaltende Wirkungsweisen zwischen den Blastomeren in Action sind, geht aus den Versuchen nicht hervor.

Litteratur.

Bunting, M. *The origin of the sex-cells in Hydractinia and Podocoryne etc. Journ. of Morphol. Vol. 9. 1894.*

Zoja, R. *Sullo sviluppo dei blastomeri isolati dalle uova di alcune meduse (e di altri organismi). Arch. f. Entw.-Mech. 1. u. 2. Bd. 1895.*

11. Versuche an Teleostiern.

Ebenso wie die Eier der Hydromedusen verhalten sich die meroblastischen Teleostiereier nach Versuchen von MORGAN an Fundulus. Man kann hier im zweizelligen Stadium durch Anstechen mit einer Nadel und darauf folgenden Druck ein Blastomer zum Ausfliessen bringen. Das zurückbleibende Blastomer furcht sich wie eine normale Keimscheibe und liefert einen normalen verkleinerten Embryo.

Es ist zu erwähnen, dass bei dieser Form weitgehende Deformationen der Keimscheibe durch Pressung, Einschnürung, Entfernung von Nahrungsdotter u. s. w. den normalen Entwicklungsgang in keiner Weise beeinflussen, wodurch ebenfalls die grosse Regulationsfähigkeit der Eier dieser Formen sich kundgibt.

Litteratur.

Morgan, T. H. *Experimental Studies on Teleost Eggs. Anat. Anz. 8. Jahrg. 1893.*

Morgan, T. H. *The Formation of the Fish-Embryo. Journ. of Morph. 10. Bd. 1895.*

---

[1]) Die hier zur Anwendung kommende Bezeichnungsweise der Blastomere ist vielfach gebraucht worden. Man bezeichnet das zweizellige Furchungsstadium mit $2/2$, das vierzellige mit $4/4$, das achtzellige mit $8/8$ etc. Dem zu Folge muss eine isolirte Zelle dieser Stadien mit $1/2$, $1/4$, $1/8$ etc. bezeichnet werden.

12. Versuche an Amphioxus.

Amphioxus verhält sich nach den Untersuchungen von WILSON ähnlich wie die vorerwähnten Formen, ist aber dadurch interessant, dass 1. eine gewisse Neigung der isolirten Blastomere, gelegentlich mit Defectfurchung zu antworten nicht zu verkennen ist, und 2. dass eine deutliche Abnahme des regulatorischen Umordnungsvermögens mit dem Fortschreiten der Furchung zu erkennen ist.

Isolirte Blastomere des Zweizellenstadiums schlagen meist sofort den Weg der normalen Ganzfurchung ein, d. h. sie entwickeln sich, wie sich das befruchtete Ei normaler Weise entwickelt. Es wird demnach das Ei zunächst durch zwei auf einander senkrecht stehende Meridionalfurchen in vier gleiche Zellen getheilt, worauf eine inaequale Theilung in aequatorialer Richtung abläuft, u. s. w. (vgl. Spec. Th. p. 1429 ff.). Nur in seltenen Fällen, besonders, wenn der Zusammenhang der beiden zu isolirenden Blastomere unvollständig gelockert wurde, wurden Abweichungen des Furchungstypus constatirt, welche als Hinneigung zum Typus der Halbfurchung aufzufassen sind. Aus diesen — wie gesagt — meist normal abgefurchten isolirten ½ Blastomeren entwickelten sich Blastulae und Gastrulae von halber Grösse (Fig. 48 *B*), welche weiter bis zum vollständig normalen (aber verkleinerten) Larvenstadium mit der ersten Kiemenspalte aufgezogen werden konnten. Wenn die Isolirung der beiden ½ Blastomere (durch Schütteln) nicht vollständig gelungen war, sondern dieselben noch in einem gewissen gelockerten Zusammenhang verblieben, so kamen Doppelmissbildungen der verschiedensten Art zur Entwicklung (Fig. 49), wobei die beiden mit einander verwachsenen Individuen je nach der relativen, durch das Schütteln erzeugten Lage der beiden ½ Blastomere hinsichtlich ihrer gegenseitigen Axenstellung in den verschiedensten Beziehungen zu einander stehen können.

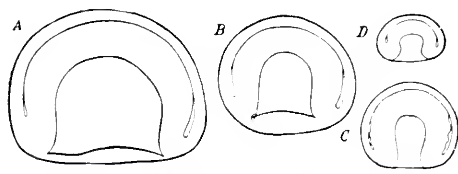


Fig. 48. *A* Normale Gastrula von Amphioxus.
B Gastrula von halber Grösse aus einem durch Schütteln isolirten ½ Blastomer hervorgegangen.
C Gastrula von ¼ Grösse, aus einem isolirten ¼ Blastomer.
D Gastrula von ⅛ Grösse aus einem durch Schütteln entstandenen Eibruchstücke (nach E. B. WILSON, aus O. HERTWIG, Die Zelle).

Isolirte Blastomere des vierzelligen Stadiums pflegten auch zum Theil den Weg der Ganzfurchung einzuschlagen. Hier war jedoch die Hinneigung zum Typus der Viertelfurchung schon grösser, und die späteren Stadien waren schwerer aufzuziehen (Fig. 48 *C*). Man erhielt noch Blastulae und Gastrulae von ¼ der normalen Grösse, aber nur in einem Falle ging die Entwicklung bis zur Ausbildung des Stadiums mit einer Kiemenspalte.

Isolirte Blastomere des achtzelligen Stadiums furchten sich ähnlich, aber niemals so wie das ganze Ei. Meist gehen aus den Furchungsstadien gekrümmte Zellplatten hervor, welche sich auch zu einer blastulaähnlichen Kugel zusammenkrümmen können. Aber niemals konnte WILSON die Bildung eines Gastrulastadiums beobachten.

Letztere Thatsache wird von WILSON auf die zu weit vorgeschrittene Specialisirung der Furchungszellen zurückgeführt, welche ja durch das Auftreten der III. (horizontalen) Furche bereits in Zellen der animalen und der vegetativen Sphäre gesondert worden sind. Dagegen ist es DRIESCH gelungen (wie HERBST, Arch. f. Entw.-Mech. II. Bd. p. 505 Anm. mittheilt), aus isolirten $^1/_8$ Blastomeren von Amphioxus sowohl offene als auch geschlossene Blastulae zu erziehen. Die kleinen $^1/_8$ Blastulae konnten manchmal eine deutliche kleine Gastrula mit weitem Blastoporus bilden. Ausserdem konnte er beobachten, dass aus Achtstadien, deren Zellen durch Schütteln derartig aus einander geklappt waren, dass sie in einer Ebene lagen, normale ganze Larven hervorgingen. Nach diesen Versuchen hält DRIESCH die $^1/_8$ Blastomere von Amphioxus noch nicht für specifisch differenzirt. Ihre prospective Potenz sei unter einander und der des

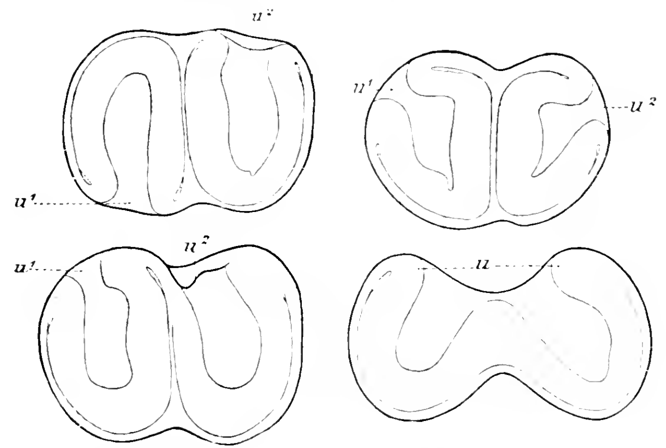


Fig. 49. Doppelgastrulae von Amphioxus, entstanden aus Eiern, deren $^1/_2$ Blastomere durch Schütteln in ihrem Zusammenhange gelockert, aber nicht vollständig getrennt worden waren.

u^1, u^2 Urmund der beiden Gastrulae, u gemeinsamer Urmund (nach E. B. WILSON, aus O. HERTWIG, Die Zelle).

Eis gleich. Immerhin ist die von WILSON beobachtete Abnahme der regulatorischen Fähigkeiten mit der fortschreitenden Entwicklung bemerkenswerth.

Litteratur.

Driesch, H. *Betrachtungen über die Organisation des Eis und ihre Genese.* *Arch. f. Entw.-Mech.* 4. *Bd.* 1897. p. 83. *Anm.*

Herbst, C. *Experimentelle Untersuchungen etc.* *Arch. f. Entw.-Mech.* 2. *Bd.* 1896. p. 505, *Anm.*

Morgan, T. H. *The number of cells in Larvae from Isolated Blastomeres of Amphioxus.* *Arch. f. Entw.-Mech.* 3. *Bd.* 1896.

Wilson, E. B. *Amphioxus and the Mosaic Theory of Development. Journ. of Morphol.* 8. *Bd.* 1893.

13. Versuche an Ascidien-Eiern.

An diesem Objecte hat zuerst CHABRY durch Anstechen einzelner Blastomere mit feinen Glasnadeln und unter Anwendung feiner, be-

sonders zu diesem Zwecke ersonnener Apparate experimentirt. Er glaubte Halbfurchung (Fig. 50) beobachtet zu haben und bezeichnet auch die von ihm erhaltenen Larven als Halblarven (Fig. 51).

Wir haben oben (p. 87) der gesetzmässigen Beziehungen, in denen die Furchungsebenen bei den Ascidien zu den Axenverhältnissen der Larve stehen, Erwähnung gethan. Die erste Furche entspricht der späteren Medianebene. Wird daher ein $^1/_2$ Blastomer zerstört, so entwickelt sich nach Chabry ein Hemiembryo lateralis, welcher nur eine (statt 3 Haftpapillen) besitzt und nur eine Cloakeneinstülpung. Da normaler Weise der Otolith von der hinteren rechten Furchungskugel des $^4/_4$ Stadiums geliefert wird, so fehlt derselbe jenen Embryonen, bei denen dieses Blastomer zerstört worden war. Dagegen kann das Auge, welches normaler Weise aus dem vorderen rechten $^1/_4$ Blastomer hervorgeht, auch bei einem

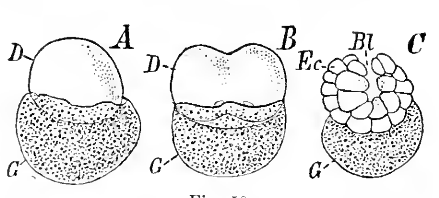


Fig. 50.

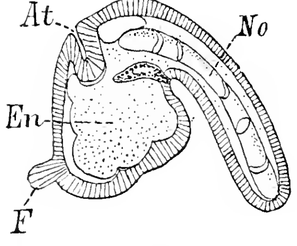


Fig. 51.

Fig. 50. *A* Ei von Ascidiella aspersa auf dem zweizelligen Stadium. Ein Blastomer (*G*) durch Anstich getödtet.
B die überlebende Zelle (*D*) in Zweitheilung.
C aus der überlebenden Zelle ist eine normale kleine Gastrula hervorgegangen.

Fig. 51. Larve von Ascidiella aspersa, aus einem Ei hervorgegangen, bei welchem auf den $^4/_4$ Stadium zwei Zellen durch Anstich getödtet worden waren.
At Cloakeneinstülpung, *En* Entoderm, *F* Haftpapille, *No* Chorda.
(Beide Figuren nach Chabry, aus O. Hertwig, Die Zelle.)

Hemiembryo lateralis sinister auftreten, indem in diesem Falle das Material der vorderen linken Furchungskugel vicariirend verwendet wird.

Die Resultate von Chabry sind der Gegenstand mannigfacher Controversen gewesen, bis sie von Driesch und später von Crampton einer Nachuntersuchung unterzogen wurden, welche ergab, dass die Verhältnisse hier ähnlich liegen wie bei den Echinodermen (vor Allem bei Sphaerechinus; vgl. oben p. 114), indem die isolirten Blastomere zunächst mit einer Defectfurchung (Halbfurchung compacten Characters) einsetzen, um schliesslich durch regulatorische Processe ganze Blastulae, Gastrulae und Larven von halber Grösse zu liefern. Nach Driesch kann die Furchung isolirter $^1/_2$ Blastomere der Ascidien im Allgemeinen dem Typus der Halbfurchung zugerechnet werden, doch nehmen die Furchungsstadien durch Gleiten der Zellen einen compacten Bau an. Zu dem gleichen Resultate kam auch Crampton an Molgula manhattensis. Die aus diesen Furchungsstadien resultirenden verkleinerten Gastrulae sind als „ganz“ zu bezeichnen. Den aus ihnen gezogenen Larven fehlen nur untergeordnete Theile (der Otolith, ein oder zwei Haftpapillen; das Auge öfter mangelhaft gebildet); im Uebrigen sind auch sie Ganzbildungen und keineswegs Hemiembryonen. Die an ihnen zu beobachtenden Defecte untergeordneter Natur werden von Driesch auf abnorme Ent-

wicklungsbedingungen (Unterbleiben der Sprengung der Eihülle) zurückgeführt.

Litteratur.

Barfurth, D. *Halbbildung oder Ganzbildung von halber Grösse? Anatom. Anz. 8. Jahrg. 1893.*

Chabry, L. *Contributions à l'embryologie normale et pathologique des ascidiens simples. Paris. Journ. d'Anat. et de Physiologie. 1887.*

Crampton, H. E. *The Ascidian Half-Embryo. New York. Acad. of Science. 10. Bd. 1897.*

Driesch, H. *Von der Entwicklung einzelner Ascidienblastomeren. Arch. f. Entw.-Mech. 1. Bd. 1895.*

14. Versuche an Ctenophoren.

Von besonderer Bedeutung sind die Versuche an Ctenophoren. Hier liegen uns Formen vor, welche für eine frühzeitig eintretende und mit der Furchung fortschreitende Specification der Blastomere zu sprechen scheinen.

Bezüglich der normalen Entwicklung der Ctenophoren sei erwähnt, dass das Ei aus einer oberflächlichen Plasmarinde und einer umfangreichen inneren Nahrungsdotteransammlung besteht, und dass der erste Furchungskern excentrisch der Plasmarinde eingelagert ist. Wenn wir den durch die Lage des Furchungskerns gekennzeichneten Punkt der Oberfläche als oberen oder animalen Pol bezeichnen, so treten die ersten Furchen in der Nähe des oberen Poles auf und schneiden allmälig gegen den unteren Pol durch (Fig. 52 *A*). Die beiden ersten Furchen sind meridionale. Es werden vier gleich grosse Blastomere gebildet (Fig. 52 *B*), welche den vier Quadranten des ausgebildeten Körpers entsprechen. Durch die dritte Furche wird jedes dieser vier Blastomere inaequal getheilt. Das achtzellige Stadium (Fig. 52 *C* und *D*) besteht aus einer etwas nach unten gekrümmten achtzelligen Platte, welche bereits den disymmetrischen (Ziegler) oder

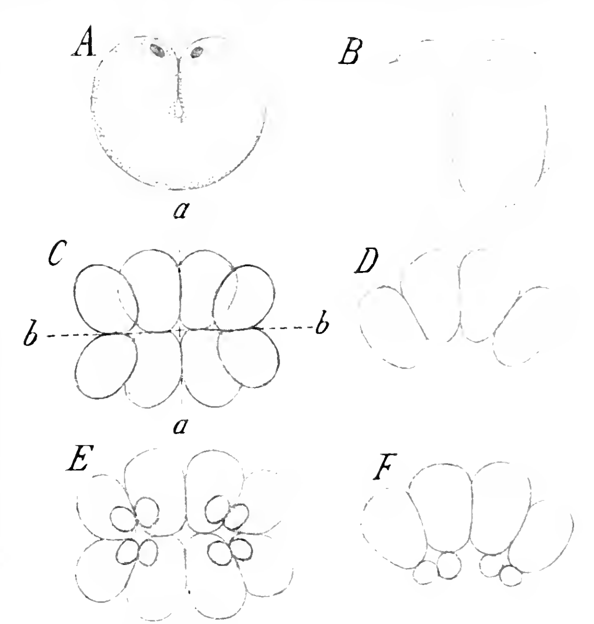


Fig. 52. Normale Furchung der Ctenophoren nach Ziegler.
A Ei in Zweitheilung. *B* Vierzelliges Stadium. *C* achtzelliges Stadium. *a—a* Magen- oder Sagittalebene. *b—b* Trichter oder Transversalebene.
D dasselbe Stadium in seitlicher Ansicht.
E sechzehnzelliges Stadium.
F dasselbe in seitlicher Ansicht.

zweistrahlig-radiären Bau der ausgebildeten Form in der Anlage erkennen lässt. Jene Ebene, welche die achtzellige Platte in zwei Reihen von je vier Zellen trennt, entspricht der Tentakel- oder Trichterebene (Transversalebene), die darauf senkrecht stehende der Magenebene (Sagittalebene). Die nächste Theilung verläuft aequatorial und ist sehr inaequal, so dass (durch einen eigenthümlichen von Ziegler genauer beschriebenen Theilungsmodus) acht an der Unterseite der gekrümmten Platte liegende Mikromere, die in vier Paaren angeordnet sind, gebildet werden (Fig. 52 *E* und *F*). Im weiteren Verlaufe der Entwicklung werden die Makromere von den sich rascher vermehrenden Mikromeren umwachsen, und man kann an dem so entstandenen Ectoderm frühzeitig vier radiär verlaufende Zellstreifen (Fig. 53) unterscheiden, in welchem die Anlage der acht Rippen vorliegt, indem aus jedem ein Rippenpaar hervorgeht (vgl. die Schilderung im Spec. Theil p. 86 u. ff., welche nach Ziegler zu rectificiren ist). Es ist zu erwähnen, dass nach Chun die erste auftretende Furche der späteren Magenebene entspricht.



Fig. 53. Ansicht eines Ctenophoren-Embryos von oben, in späteren Stadien. Die vier ectodermalen Zellstreifen stellen die Anlagen der acht Rippen dar. (Nach Ziegler.)

Die ersten Versuche wurden von Chun an tentaculaten Ctenophoren mittelst der Schüttelmethode angestellt. Es gelang ihm, am zweigetheilten Ei die beiden Blastomere zu isoliren und aus denselben Halblarven aufzuziehen, welche nur vier Rippen, vier Meridionalgefässe, zwei primäre Entodermtaschen und nur einen Senkfaden aufwiesen. Derartige Halblarven, welche nach den wesentlichen Organisationsverhältnissen die Hälfte einer in der Richtung der Magenebene durchschnittenen Ctenophore repräsentiren, werden gelegentlich nach stürmischem Wetter auch im Auftriebe gefischt und in diesem Zustande geschlechtsreif. Erst später (nach Rückbildung der Geschlechtsorgane) kann die fehlende Hälfte durch Postgeneration ersetzt werden. Spätere Versuche, von Driesch und Morgan, sowie von Fischel an den Eiern von Beroe angestellt, haben die Ergebnisse Chun's im Wesentlichen bestätigt. Die ersteren Autoren wendeten das Zerschneiden mit einer feinen Scheere an, während Fischel durch Druck auf die Eimembran (mittelst einer feinen Pincette oder eines Messerchens) die Blastomere zu isoliren suchte.

Die nach der Trennung der beiden $^1/_2$ Blastomere entstehenden Halblarven (Fig. 54) unterscheiden sich von der idealen Hälfte einer in der Magenebene durchschnitten gedachten Ctenophore allerdings durch einige Merkmale. Zunächst ist die Halbirungsebene auch von Ectoderm überhäutet. Sodann ist kein halber, sondern ein ganzer Magenschlauch vorhanden, dessen Wand an der Seite der fehlenden Körperhälfte beträchtlich verdünnt ist. Er steigt, von der auch an den Larven stets etwas flacher verbleibenden Trennungsfläche ausgehend (vgl. Fig. 54 *A*), schräg und gekrümmt gegen den Sinnespol auf. Häufig findet sich hier (zwischen Magen und Haut der flachen Körperhälfte) eine dritte, kleinere Ectodermtasche (wie Chun vermuthet, die Anlage des Magengefässes der fehlenden Körperhälfte,

Fig. 54 *A*). Es ist also hier offenbar durch regulatorische Vorgänge mehr erzeugt worden, als der Halblarve streng genommen zukommt. Wenn man auch die Ueberhäutung der Trennungsfläche und die Ausbildung eines ganzen Magenrohres vielleicht auf einfachere, den Processen des Wundverschlusses vergleichbare Vorgänge zurückführen könnte, so verdient doch das gelegentliche Auftreten der überzähligen Entodermtasche besondere Beachtung. Man kann es mit Roux und Chun auf frühzeitig auftretende Regenerativvorgänge zurückführen oder mit Fischel als die durch das Auftreten des Magenschlauches auf mechanischem Wege erfolgende Absackung einer Entodermparthie betrachten, welche Absackung dann nicht als Mehrleistung von Seiten des Entoderms anzusehen wäre. Man kann aber auch annehmen, dass über die Auftheilung des Entoderms in gesonderte Magensäcke erst in

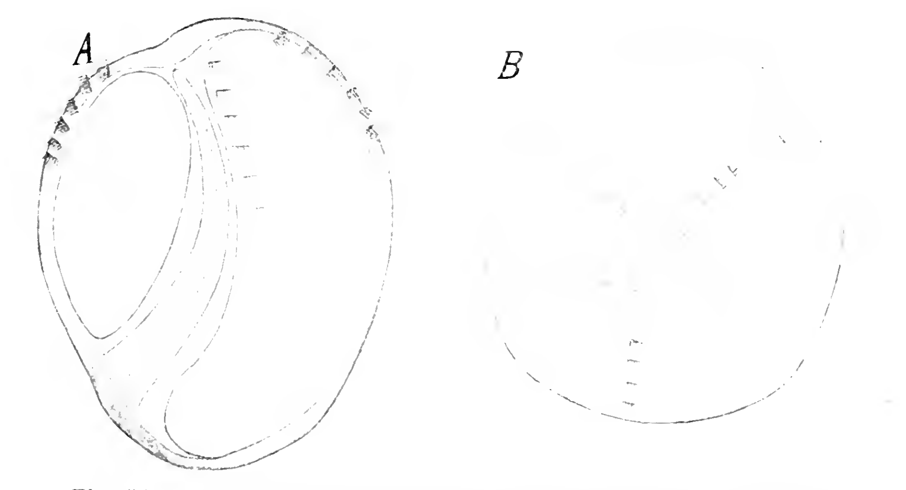


Fig. 54. Halblarve von Beroë ovata, aus einem isolirten 1/2 Blastomer erzogen. *A* in seitlicher Ansicht, *B* in der Ansicht von oben (nach Driesch und Morgan).

späterer Zeit, vielleicht zur Zeit der Einstülpung des Magenschlauches, entschieden wird.

Die Furchung des isolirten 1/2 Blastomers ist eine entschiedene Halbfurchung (Fig. 55, *A*, *B* und *C*); die Furchungsbilder entsprechen der Hälfte des normalen Typus; ebenso verhalten sich isolirte 1/4 Blastomere, welche sich wie losgelöste Viertel des Embryos furchen (Fig. 55, *D* und *E*). Ueberhaupt ist die Entwicklung der durch die beiden ersten Furchen getrennten Quadranten und der später erzeugten Octanten während der Furchung reine Selbstdifferenzirung und Mosaikarbeit und von den Vorgängen in den übrigen Theilen unabhängig, wie schon aus der Beobachtung von Ziegler hervorgeht, nach der sich in einem Falle ein Octant unregelmässig furchte, ohne dass die Furchung der übrigen Octanten dadurch beeinflusst war. Erst mit dem Auftreten der ectodermalen Umwachsung müssen wir ein Zusammenarbeiten und eine gegenseitige Beeinflussung der Quadranten und Octanten annehmen.

Isolirte 1/4 Blastomere liefern Viertellarven mit nur zwei Rippen und einer grösseren und einer kleineren Entodermtasche. Die kleinere ist

der oben erwähnten überzähligen Tasche der Halbembryonen zu vergleichen. Je zwei isolirte $^1/_4$ Blastomere liefern Halblarven mit vier Rippen. Man kann auch $^3/_4$ Larven mit sechs Rippen erzielen. Ein isolirter Octant lieferte eine kleine Larve mit nur einer Rippe. Entfernt man im 16zelligen Stadium einige Octanten, so erhält man Larven mit so viel Rippen, als Octanten zurückgeblieben waren.

Fig. 55. Furchung isolirter Blastomere von Beroë ovata (nach DRIESCH und MORGAN).

A, *B* und *C* auf einander folgende Furchungsstadien eines isolirten $^1/_2$ Blastomers. Die Stadien entsprechen der lateralen Hälfte des normalen Furchungsbildes. Vgl. Fig. 52 *C* und *E*.

D u. *E* Furchungsstadien eines isolirten $^1/_4$ Blastomers.

Von besonderem Interesse sind die Resultate bezüglich der Entwicklung der Rippen. Es geht schon aus den oben erwähnten Versuchen hervor, dass das Ei der Rippenquallen die Fähigkeit besitzt, nur acht Rippen, und nicht mehr, zu produciren, und zwar wird bei dem Fortschreiten der Furchung diese Bildungsmöglichkeit in der Weise localisirt, dass jedem Octanten eine Rippe zuertheilt wird. Wir müssen die Anlage der Rippe in dem sechzehnzelligen Stadium in dem Micromer jedes Octanten vermuthen. Besonders beweisend für diese Auffassung sind die Versuche von FISCHEL mit künstlich gesetzter Verlagerung der Micromere. Wenn man einen Ctenophorenembryo des sechzehnzelligen Stadiums durch Druck so beeinflusst, dass die vier Micromerenpaare in zwei Gruppen aus einander gedrängt werden (Fig. 56, *A*), so erhält man eine Larve, welche die normale Kugelgestalt aufweist, aber sie besitzt an ihrem oberen Pole zwei Sinneskörper, zu deren jedem vier Rippen hinziehen (Fig. 56, *B*). Man kann die Versuche mannigfach variiren; immer zeigt sich, dass eine bestimmte Verlagerung der Micromere eine entsprechende Verlagerung der daraus resultirenden Rippe zur Folge hat. Operirt man

an Embryonen, in denen das Micromerenmaterial bereits in eine grössere Zahl von Zellen zerfallen ist, und derangirt man die mehrzellige Anlage einer Rippe, so entsteht daraus eine Larve, bei welcher die Wimperplättchen der entsprechenden Rippe gleichsam in Unordnung gerathen erscheinen. Diese Versuche sprechen zu Gunsten einer ganz bestimmten Localisation der Rippenanlagen in den acht Micromeren. Diejenigen Ectodermzellen, welche schliesslich die 8 Rippen erzeugen, werden also nicht durch ihre Lage im Ganzen dazu bestimmt: denn das Ganze ist ja bei der Larve der Fig. 56. *B* gegenüber der Norm nicht verändert. Sie sind dazu bestimmt, weil sie im Verlaufe der Furchung von den 8 Micromeren das specifische Anlagematerial überkommen haben. Mit anderen Worten: die Rippenanlagen sind schon in den 8 Micromeren gegeben, und ihre Weiterentwicklung ist dem Wesen nach Selbstdifferenzirung. Nur in Bezug auf die Richtung, welche die 8 Rippen einhalten, ist eine Abhängigkeit derselben vom Ganzen (nach gewissen Versuchen von FISCHEL) anzunehmen.



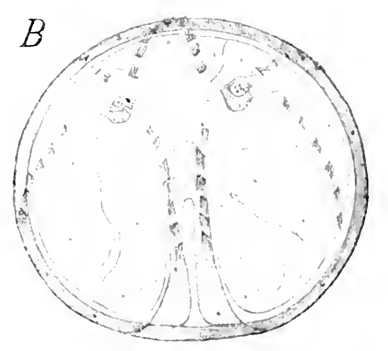


Fig. 56. *A* sechzehnzelliges Stadium von Beroë, dessen Micromerenpaare durch Druck seitlich verlagert worden waren. (Man vgl. hiermit Fig. 52 *E*.)
B daraus erzogene Larve mit zwei Sinneskörpern, zu denen je vier Rippen hinziehen (nach FISCHEL).

Aus dem Gesagten ergiebt sich, dass der Furchung bei den Ctenophoren eine ganz bestimmte Beziehung zu den Organbildungen zukommt. Es wird hier durch die Furchung das Anlagematerial in bestimmter Weise auf die Blastomere vertheilt. Die letzteren sind demnach nicht mehr unter einander gleich oder totipotent, ihre prospective Potenz hat durch die Furchung eine Einschränkung erlitten.

Allerdings war DRIESCH geneigt, die ausserordentliche Constanz, mit welcher Theile des Ctenophoreneis die ursprünglich eingeschlagene Entwicklungsrichtung festhalten, nur auf mangelnde Regulationsfähigkeit der Theile zum Ganzen zurückzuführen. Eine solche Auffassung scheint nach den Versuchen von FISCHEL nicht mehr annehmbar. Denn wir wissen, dass Regulationsvorgänge hier thatsächlich vorkommen. So berichtet ZIEGLER von der Wiederherstellung der Kugelgestalt des Eis nach künstlich gesetzter Einbuchtung der Oberfläche, und ähnlich werden nach FISCHEL Störungen, welche in verschiedenen Furchungsstadien durch partielle Auseinanderdrängung der Blastomere gesetzt sind, in späteren Stadien wieder ausgeglichen, so dass die normale Gestalt des Ganzen wieder hergestellt wird. Da wir über die prospective Potenz der Blastomere nur durch Versuche Auskunft erlangen, so erscheint es nicht thun-

lich, den Blastomeren eine Totipotenz zuzuschreiben, solange für diese Annahme keine bestimmte Grundlage vorhanden ist.

Würde man die 8 gesonderten Rippenanlagen bereits streng localisirt im Ei annehmen, so würde man zu einer dem His'schen Princip der organbildenden Keimbezirke ähnlichen Auffassung geführt werden. Es müssten dann (wenn man annimmt, dass die betreffenden Anlagen im Eiplasma und nicht im Kerne localisirt sind) bestimmte Defecte, die am befruchteten Ei gesetzt werden, entsprechende Defecte an der Larve zur Folge haben. Von ähnlichen Vermuthungen bezüglich der Localisation der Formbildungsbedingungen im Protoplasma ausgehend haben Driesch und Morgan das befruchtete, aber ungefurchte Ei zerschnitten und die Entwicklung des kernhaltigen Stückes beobachtet. Die Resultate waren — vermuthlich je nach der Schnittrichtung — verschiedene. Wenn der Schnitt senkrecht zur Eiaxe geführt und nur ein Theil der vegetativen Hälfte entfernt war, so entstanden an der Larve keine Defecte. War dagegen eine seitliche Parthie des Eis durch den Schnitt entfernt worden, so fehlten an der Larve einige Rippen, und es zeigten sich Defecte an den Entodermtaschen. Driesch und Morgan glauben nach diesen Versuchen eine bestimmte Localisation der Formbildungsbedingungen im Ei annehmen zu müssen und halten durch dieselben die Weismann-Roux'sche Lehre von der Determinirung durch fortschreitende inaequale Kerntheilung für widerlegt. Dagegen ist Ziegler, welcher die Versuche von Driesch und Morgan wiederholte, zur Auffassung gekommen, dass es sich bei den Defecten der Larven mehr um eine locale Verkümmerung des entsprechenden Theils handelt, welche auf einen Mangel an Substanz zurückzuführen ist, in Folge dessen die entsprechenden Anlagen nicht zur Entfaltung kommen können. Es würde dann diesen Versuchen nach keiner Richtung eine besondere Beweiskraft zukommen. (Vgl. diesbezüglich oben p. 117 die entsprechenden Versuche für das Echinodermenei.)

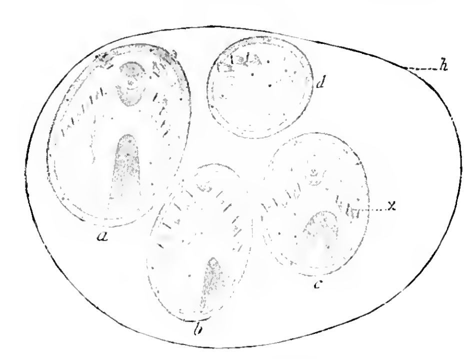


Fig. 57. Durch Druck auf ein fortgeschritteneres Furchungsstadium von Beroë wurde dasselbe in vier von der gemeinsamen Dotterhaut umschlossene Fragmente zerlegt. Es entwickelt sich jedes derselben zu einer Larve, *a* mit drei, *b* und *c* mit zwei, *d* mit nur einer Rippe. Die Gesammtzahl der Rippen beträgt demnach acht, d. i. die Normalzahl (nach Fischel, aus O. Hertwig, Die Zelle).

Litteratur.

Chun, C. *Die Ctenophoren des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. I. 1880.*

Chun, C. *Die Dissogonie, eine neue Form der geschlechtlichen Zeugung. Festschr. f. Leuckart. 1892.*

Chun, C. *Bemerkungen über den Aufsatz von Driesch und Morgan: Von der Entwicklung einzelner Ctenophorenblastomeren. Arch. f. Entw.-Mech. 2. Bd. 1895.*

Driesch, H., u. Morgan, T. H. *Zur Analysis der ersten Entwicklungsstadien des Ctenophoreneies. I. und II. Arch. f. Entw.-Mech. 2. Bd. 1895.*

Driesch, H. *Bemerkungen zu den von T. H. Morgan und mir angestellten Versuchen an Ctenophoreneiern und ihre Kritik. Zool. Anz. 19. Bd. 1896.*

Driesch, H. *Betrachtungen über die Organisation des Eis und ihre Genese.* *Arch. f. Entw.-Mech.* 4. Bd. 1896.

Fischel, A. *Experimentelle Untersuchungen am Ctenophorenei. I. und II. Arch. f. Entw.-Mech.* 6. und 7. Bd. 1897—1898.

Roux, W. *Ueber das entwicklungsmechan. Vermögen jeder der beiden ersten Furchungszellen des Eis. Verh. anat. Ges. Wien.* 1892. *Ges. Abh. II. No. 26. p. 55. Notiz über die Beobachtungen von Chun.*

Roux, W. *Ueber die Bedeutung der neuen Versuche an gefurchten und ungefurchten Ctenophoreneiern. Arch. f. Entw.-Mech.* 2. Bd. 1895.

Ziegler, H. E. *Experimentelle Studien über die Zelltheilung. III. Die Furchungszellen von Beroë ovata. Arch. f. Entw.-Mech.* 7. Bd. 1898.

15. Versuche an Mollusken-Eiern. Anneliden, Nematoden.

Ueber das Verhalten der Mollusken sind wir durch die Untersuchungen von CRAMPTON an der Gastropodenart Ilyanassa und einigen anderen, von ihm zum Vergleich herangezogenen orientirt.

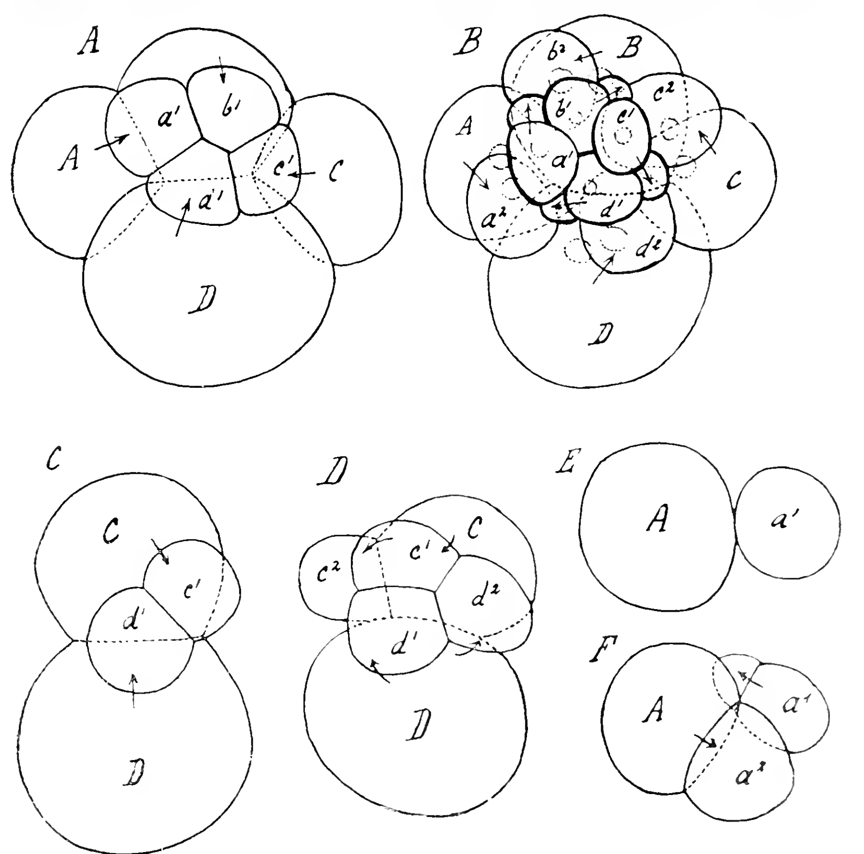


Fig. 58. *A* Normales achtzelliges und *B* normales sechzehnzelliges Stadium von Ilyanassa.

C und *D* Furchungsstadien isolirter ½ Blastomere. *C* = 4/8 und *D* entspricht dem darauf folgenden Stadium von (normal) 12 Zellen, ist also ein 6/12 Stadium.

E ein 2/8 Stadium aus einem isolirten 1/4 Blastomer gewonnen.

F das aus einem isolirten 1/4 Blastomer entstandene 4/16 Stadium. (Nach CRAMPTON, aus E. B. WILSON, The cell.)

Isolirte Blastomere zeigen hier typische Theilfurchung, d. h. sie furchen sich, wie wenn sie im Verbande des Ganzen lägen (Fig. 58), Im Allgemeinen entsprechen allerdings diese defectiven Furchungsstadien und die aus ihnen hervorgehenden Hemi(etc.)-Embryonen

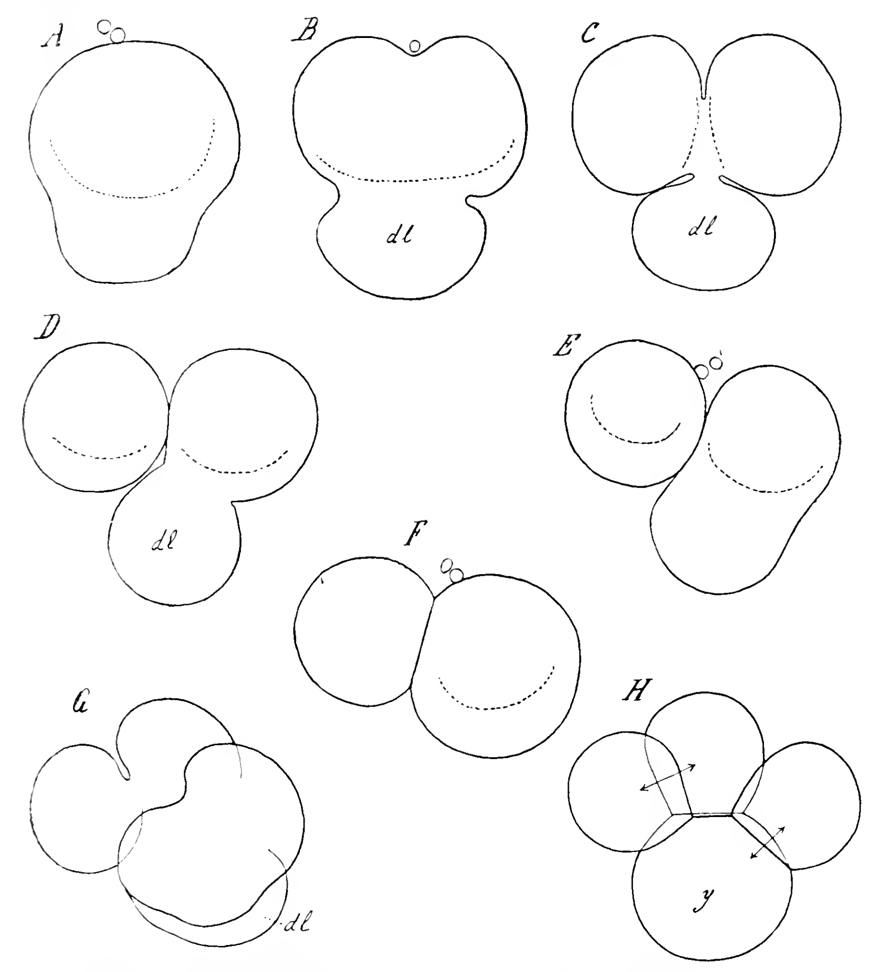


Fig. 59. Normale Furchung von Ilyanassa (nach CRAMPTON).
A—F Bildung des zweizelligen Stadiums unter vorübergehender Abschnürung des Dotterlappens (in *C*) und späterer Vereinigung desselben mit einer der beiden Zellen (*E* und *F*).
G Bildung des vierzelligen Stadiums unter Abschnürung des Dotterlappens.
H der Dotterlappen ist mit einer der vier Zellen (*y*) verschmolzen. *dl* Dotterlappen.

nicht völlig den entsprechenden Theilen des normal entwickelten ganzen Embryos, worauf CHILD mit Recht hingewiesen hat. Es ist z. B. an einem Hemiembryo keine deutliche Halbirungsebene zu erkennen, weil die Blastomere sich innig an einander schliessen. Die Furchung dieser 1/2 und 1/4 Embryonen folgt hier demselben compacten Typus, den wir oben für Sphaerechinus (p. 114), sowie für die Ascidien

(p. 126) geschildert haben. Es kommt bei den 1/2 und 1/4 Embryonen schliesslich zu einer vollständigen Ueberwucherung durch das Ectoderm (eine epibolische Hemigastrula ist demnach nicht vorhanden), und es sind auch Ansätze einer Wimperringbildung zu bemerken; aber weiter konnten die Embryonen nicht gezüchtet werden. Sie sterben ab, ohne dass der Hauptsache nach ein Ersatz der fehlenden Theile zu bemerken wäre.

Ilyanassa gehört zu jenen Gastropoden, bei denen in den ersten Stadien der Furchung ein besonderer „Dotterlappen“ von den Furchungskugeln abgetrennt und sonach mit einer bestimmten derselben vereinigt wird (Fig. 59). Von den 4 erstgebildeten Macromeren liefert dasjenige, welches den Dotterlappen mitbekommen hat, die

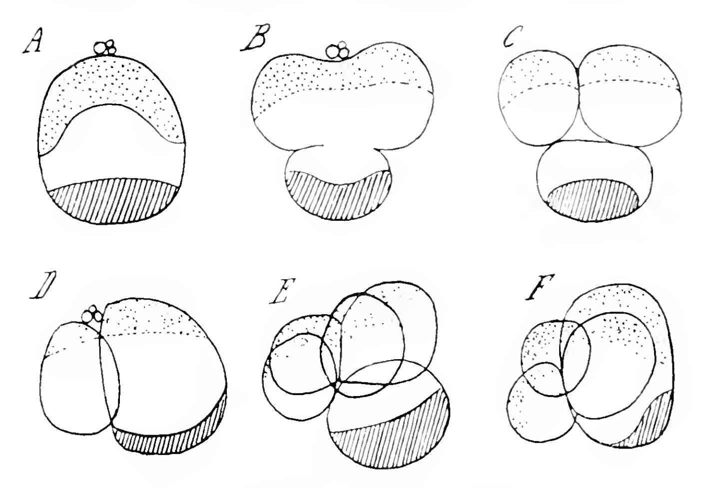


Fig. 60. Furchung von Myzostoma (nach DRIESCH).

A das befruchtete Ei, eine Sonderung von drei Zonen erkennen lassend.

B und *C* Stadien der Zweitheilung unter selbstständiger Abschnürung der Plasmamasse am vegetativen Pol.

D Zweizellen-Stadium; der Dotterlappen hat sich mit einer der beiden Zellen vereinigt.

E Vierzelliges Stadium unter selbstständiger Abschnürung des Dotterlappens.

F Späteres Vierzellen-Stadium, in welchem der Dotterlappen mit einer der vier Zellen vereinigt wurde.

Urmesodermzellen (Fig. 59, *H, y*). Entfernt man den Dotterlappen, so bilden die vier Macromere (die nun vollständig gleich sind) vier ganz gleiche entodermale Micromere, und die Ausbildung von Urmesodermzellen und Mesodermstreifen unterbleibt. Wir müssen also schliessen, dass die Ausbildung der Urmesodermzellen in irgend einem Verhältniss der Abhängigkeit von dem Vorhandensein des Dotterlappens steht.

Wie sich aus zahlreichen descriptiven Untersuchungen über die erste Entwicklung der Gastropoden ergibt, weist ihr Furchungstypus entschiedenen Mosaikcharacter auf. Die verschiedenen Furchungszellen zeigen eine ganz bestimmte Anordnung und unterscheiden sich von einander durch sehr auffallende Merkmale der Grösse, Gestalt und Structur. Man kann durch rückläufige Verfolgung die einzelnen Organanlagen auf bestimmte Zellen früher Furchungsstadien zurückbeziehen. Mit Rücksicht darauf ist es von Interesse, dass auch

die Experimente von CRAMPTON eine so bestimmte Determinirung der Blastomere für ihr späteres Schicksal ergeben haben. Dieselbe drückt sich zunächst in der Unfähigkeit der Blastomere, eine andere als die ihnen der Norm nach zukommende Function zu übernehmen, aus (mangelndes Regulationsvermögen). Wir werden vielleicht vermuthen dürfen, dass alle jene Formen, bei denen die Furchung einen ähnlichen ausgesprochenen Mosaikcharacter erkennen lässt, sich auf gleiche Weise verhalten. Es sind dies die Anneliden, die Rotiferen, die Nematoden und andere Formen, wie sich aus den descriptiven Untersuchungen ergibt.

Vor Allem hat für Myzostoma eine Zusammensetzung des Eis aus gesonderten Substanzen erkannt werden können (Fig. 60), die an die Verhältnisse von Ilyanassa erinnert (DRIESCH). Ueber die Potenzen der einzelnen Blastomere bei Anneliden liegen im Uebrigen noch keine Experimente vor. Dagegen sei auf verschiedene Pressungsversuche am Ei von Nereis, die WILSON ausgeführt hat, kurz verwiesen.

Litteratur.

Crampton, H. E. *Experimental Studies on Gastropod Development. Arch. f. Entw.-Mech. 3. Bd. 1896.*

Wilson, E. B. *On cleavage and mosaic-work. Appendix to Crampton. Arch. f. Entw.-Mech. 3. Bd. 1896.*

Driesch, H. *Betrachtungen über die Organisation des Eis und ihre Genese. Arch. f. Entw.-Mech. 4. Bd. 1896.*

16. Allgemeines.

Der Umstand, dass aus dem Ei einer Species immer nur ein Wesen der betreffenden Art mit den für dieselbe characteristischen Eigenschaften erzeugt wird, scheint in gewissem Sinne zu Gunsten der Lehre von der Präformation der Anlagen im Ei zu sprechen. Vor Allem hat NAEGELI dem Gedanken der Specification der Eizelle als Ganzes Ausdruck gegeben: „Die Eizellen enthalten alle wesentlichen Merkmale ebenso gut wie der ausgebildete Organismus, und als Eizellen unterscheiden sich die Organismen nicht minder von einander, als im entwickelten Zustande. In dem Hühnerei ist die Species ebenso vollständig enthalten als im Huhn, und das Hühnerei ist von dem Froschei ebenso weit verschieden als das Huhn vom Frosch.“

Mit Recht fügt O. HERTWIG hinzu, dass wir die gleiche Specification auch jeder Zelle und jedem Zellcomplex des Mutterorganismus zuschreiben müssen, welcher als Spore oder Knospe im Stande ist, den letzteren wieder zu erzeugen. „Auch sie müssen alle wesentlichen Eigenschaften des Ganzen als Anlagen in einem unserer Wahrnehmung entzogenen Zustand enthalten.“

Neuerdings hat vor Allem auch RABL in einem lichtvollen Vortrage das Verhältniss von Homologie und Eigenart behandelt und in Uebereinstimmung mit dem oben Angeführten betont, dass wir die Ursachen für die differente Entwicklung der einzelnen Formen (was ROUX unter dem Begriffe der specifischen Ursachen zusammenfasst) in der Structur der Eizelle zu suchen haben.

Müssen wir deshalb der Eizelle bereits eine hohe Complication der Zusammensetzung zuschreiben, eine Complication, welche der des ausgebildeten Zustandes nahekommt? Sind wir genöthigt, für jedes

Merkmal der ausgebildeten Form eine besondere latente Anlage in der Eizelle zu supponiren und die Entwicklung nur als eine Activirung dieser schon vorhandenen Anlagen zu betrachten, in welchem Falle die Entwicklung im Wesentlichen auf Selbstdifferenzirung dieser Anlagen im Sinne der Mosaiktheorie beruhen würde?

Wir haben keine Ursache für die Annahme eines derartig complicirten Baues der Eizelle. Die Beobachtung lehrt uns zunächst, dass die Eizelle ebenso einfach zusammengesetzt ist wie jede andere Zelle des Organismus, und dass im Verlaufe der Entwicklung neue sichtbare Complicationen entstehen. Eine Nöthigung, in die Eizelle eine unserer Wahrnehmung entzogene Complication der Zusammensetzung hineinzugeheimnissen, würde nur dann vorliegen, wenn die Möglichkeit der Entstehung der Complicationen des ausgebildeten Zustandes auf epigenetischem Wege vollkommen ausgeschlossen wäre. Das scheint uns aber nicht der Fall zu sein. Es ist die Möglichkeit im Auge zu behalten, dass die Entwicklung thatsächlich unter Neuerzeugung von Mannigfaltigkeit einhergeht, deren Entstehung aber in einer Weise gesichert ist, dass das specifisch characterisirte Endresultat mit Nothwendigkeit erreicht wird. Dass wir uns von den hierbei sich abspielenden Vorgängen keine rechte Vorstellung bilden können, ist bei unserer Unkenntnis vom Bau und den Functionen des lebenden Protoplasmas nicht zu verwundern.

Stellen wir uns auf diesen Standpunkt, so beruht die Entwicklung, in so fern das Ziel derselben unverrückbar vorgeschrieben ist, auf Präformation; in so fern aber bei derselben immerfort neue Complicationen geschaffen werden, geht sie nach Art der Epigenesis einher. Die Entwicklung ist dann „epigenetische Evolution.“ (Driesch).

Wir können eine Anzahl von Thatsachen aufführen, welche zu Gunsten der Ansicht sprechen, dass die bei der Entwicklung zu beobachtenden Complicationen thatsächlich neu im Sinne der Epigenesis erzeugt werden. In erster Linie ist hier das hochgradige Regulationsvermögen vieler Embryonen in's Auge zu fassen. Man kann dem Ei mancher Formen einen erheblichen Theil des Plasmas nehmen, und es wird sich sofort als verkleinerte Eizelle zur Herstellung eines völlig normalen Embryos constituiren. Man kann durch Wärme (p. 20), oder Druck (p. 91) oder durch andere Eingriffe den Furchungstypus künstlich abändern, ohne das normale Entwicklungsresultat zu schädigen; man kann die Blastulastadien der Echiniden in beliebiger Richtung zerschneiden (p. 109), und die Theilstücke werden sich zu Miniaturblastulis organisiren und einen normalen Embryo hervorbringen. Diese Fähigkeit, künstlich gesetzte Störungen auszugleichen, sich in veränderte Entwicklungsbedingungen zu schicken, spricht sehr zu Gunsten der epigenetischen Auffassung der Entwicklung. Denn in allen diesen Fällen wird durch regulatorische Einflüsse ein bisher bestehendes und durch den Eingriff geschädigtes System in ein neues, vor dem Eingriffe offenbar nicht vorhandenes umgearbeitet. Eine derartige Umdifferenzirung beruht zweifelsohne auf Epigenesis, d. h. Erzeugung von wirklich Neuem, wenn wir nicht zu der gekünstelten Annahme greifen wollen, es seien so viel verschiedene Entwicklungsformen, als Störungen denkbar sind, bereits durch Präformation im Ei vorgesehen.

Ein anderer Gesichtspunkt ist vor Allem von O. Hertwig in den Vordergrund gestellt worden. Die Entstehung eines mehrzelligen

Organismus aus dem befruchteten Ei ist schon wegen der damit verbundenen wiederholten Theilungen der Eizelle als echte Neubildung zu betrachten. Wir dürfen in die Eizelle nicht Eigenschaften projiciren, welche dem ausgebildeten Metazoon in Folge seiner Zusammensetzung aus zahlreichen Zellen zukommen. Die vielfachen Beziehungen dieser Zellen zu einander, auf denen ja in vielen Fällen die ungeheure Mannigfaltigkeit der Merkmale des ausgebildeten Zustandes beruht, können schon deshalb nicht in der Eizelle präformirt enthalten sein, weil letztere ja als Ganzes nur den Formwerth einer Zelle besitzt. Man darf einer Zelle nur Eigenschaften zuschreiben, welche von derselben für sich schon realisirt werden können, z. B. die Fähigkeit der Abscheidung von Chondrin, Osseïn etc., der Bildung von Hornsubstanz, Pigment, Chlorophyll, von Nervenfibrillen oder Muskelfibrillen, dagegen nicht Eigenschaften, welche aus dem Zusammenwirken mehrerer Zellen resultiren. Letztere kommen erst durch die fortgesetzte Theilung und die damit verbundene Vervielfältigung der Beziehungen der Zellen zu einander zu Stande. Schon die $^1/_2$ Blastomere stehen unter anderen Verhältnissen als die Eizelle, da jedes der Einwirkung der Schwesterzelle ausgesetzt ist. „Die Vermehrung der Eizelle durch Theilung erscheint, sofern ihre Theilproducte zu einer höheren Einheit verbunden bleiben, selbst schon als eine Quelle grösserer Mannigfaltigkeit und in gewissem Sinne als ein formbildendes Princip.“ „Die Bedingungen für die Entstehung einer Keimblase werden erst durch den Furchungsprocess geschaffen, können daher nicht in einer anderen Weise in der Eizelle schon vorher bereits eingeschlossen gewesen sein.“ (O. Hertwig).

Im Uebrigen zeigt es sich, dass die ungeheure Mannigfaltigkeit der Charactere des ausgebildeten Körpers sich auf verhältnissmässig wenige, einfache celluläre Functionen zurückführen lässt, die durch directe Vererbung von der Eizelle übertragen gedacht werden können. Die grosse Mannigfaltigkeit der Bildungen des entwickelten Zustandes wird durch die verschiedenartigen Combinationen dieser ihrer Zahl nach beschränkten Erscheinungsformen der Zellen hervorgebracht.

Wir stehen somit auf dem Standpunkte, dass durch die Entwicklung selbst thatsächlich neue Combinationen geschaffen werden, welche als solche und im Einzelnen in der Eizelle nicht vorgesehen waren. In der Eizelle sind zunächst vielleicht bloss die ersten Theilungen direct vorgesehen. Die Bedingungen für die Herstellung des zweizelligen Stadiums waren in der Eizelle gegeben. Mit der Erreichung dieses Stadiums liegt aber ein Novum vor; denn die ungetheilte Eizelle ist eben noch nicht das zweizellige Stadium. Erst mit dem Auftreten dieses Stadiums sind nun die Bedingungen für das vierzellige Stadium neu geschaffen. Letztere waren (explicite) in der Eizelle noch nicht vorhanden oder brauchten wenigstens noch nicht gegeben zu sein. So stellt sich uns jedes Stadium der Ontogenese als mit Nothwendigkeit aus dem vorhergehenden erfolgt dar: als solches ist es aber eine Neubildung, durch welche die Bedingungen für das nächstfolgende Stadium erst geschaffen werden. Auf diese Weise erscheint uns die gesammte Ontogenese allerdings als ein mit einer gewissen Sicherung des Endergebnisses ablaufender Process, aber die später auftretenden Complicationen sind als solche in der Eizelle noch nicht vorhanden.

Welche Rolle die einzelnen Zellen in einem beliebigen Stadium

der Ontogenese für die weitere Entwicklung übernehmen, darüber kann in manchen Fällen schon in früheren Stadien entschieden worden sein, so dass diesen Zellen schon von ihren Vorfahren eine bestimmte Entwicklungsrichtung vererbt wurde. Dann wird die weitere Entwicklung derselben auf Selbstdifferenzirung beruhen. In anderen Fällen aber kann die Rolle der Zellen erst mit der Erreichung des betreffenden Stadiums bestimmt werden. Ihr weiteres Schicksal ist dann von ihrer Lage im Ganzen dieses Stadiums abhängig, und die eintretende Differenzirung ist abhängige Differenzirung. In gleicher Weise wurde über das Schicksal jener Zellen, welche von ihren Vorfahren eine bestimmte Entwicklungstendenz übernommen haben, schon in einem früheren Stadium entschieden.

Es geht hieraus hervor, dass wir Unrecht thun, die Frage, ob Epigenesis oder Präformation das Entwicklungsgeschehen beherrscht, generell entscheiden zu wollen. Wir müssen individualisiren und diese Frage für jedes einzelne Stadium jeder Form durch Experimente zu entscheiden suchen. Es dürfte sich hierbei ergeben, dass in manchen Fällen die Entwicklung eines bestimmten Organs oder irgend eines morphologischen Verhältnisses (Axen- und Richtungsverhältnisse etc.) mehr im Sinne der Mosaikarbeit auf Selbstdifferenzirung beruht, in anderen Fällen dagegen abhängige Differenzirung unter regulatorischen Einflüssen des Ganzen auf seine Theile vorliegt. In vielen Fällen treten uns beide Entwicklungsprincipien bei der Ausbildung irgend welcher complicirten Theile vielfach in merkwürdiger Weise gemischt entgegen, so dass wir durch genaue Analyse festzustellen suchen müssen, nach welcher Hinsicht Selbstdifferenzirung und nach welcher abhängige vorliegt. So erscheint uns z. B. die Entwicklung der Hälften, Viertel und Achtel des Ctenophoren-Embryos im Allgemeinen als Selbstdifferenzirung. Auch dürfen wir nach den Versuchen von Fischel annehmen, dass die Entwicklung der Rippen auf Selbstdifferenzirung von 8 zur Zeit der Micromerenbildung gesonderten Anlagen beruht. Dagegen scheint die Ausbreitung des Ectoderms auf abhängiger Differenzirung zu beruhen. Dem Ectoderm kommt nur die Fähigkeit zu, jede freie Körperfläche zu überwachsen. Das Territorium, über welches sich die ectodermalen Abkömmlinge eines Blastomers ausbreiten, wird durch das Ausmaass der zur Verfügung stehenden freien Fläche bestimmt, indem z. B. bei normaler Entwicklung das Ectoderm jedes Viertels sich so weit ausbreitet, bis es auf die Ectodermränder der benachbarten Viertel stösst. Die Ausbreitung des Ectoderms eines Viertels wird also von den Verhältnissen der übrigen Viertel abhängig sein. Ebenso scheint es, dass über die Entwicklung der Entodermtaschen erst zur Zeit der Einwucherung des Magens entschieden wird, wonach die Ausbildung derselben auf abhängige Differenzirung zurückzuführen wäre. Wir haben also bei der Herstellung der Hälften und Viertel des Ctenophoren-Embryos ein Gemisch von selbstständiger und abhängiger Differenzirung.

Die Experimente, welche bezüglich dieser Frage vorliegen, beziehen sich meist auf die Furchungsstadien. Nur in einzelnen Fällen ist die Entwicklung von später auftretenden Organen untersucht. So hat Roux für einzelne Organe des Froschembryos (Medullarrohr) einen ziemlichen Grad von Selbstdifferenzirung nachgewiesen (vgl. unten das Cap. „Veränderung der Form der Elemente“). Ferner hat Herbst (vgl. oben p. 47) die Entwicklung der Pluteusarme als eine von der

Ausbildung des Kalkskeletes abhängige Bildung erkannt. Von besonderer Bedeutung sind die systematisch angestellten Versuche von Driesch an Echinodermenembryonen (vgl. o. p. 118 ff.), nach denen man schliessen möchte: die erste Herstellung der Anlage irgend eines Organs wird durch abhängige Differenzirung bewirkt, die weitere Ausbildung desselben beruht dagegen auf Selbstdifferenzirung. Es scheint diesem Satze vielleicht eine allgemeinere Geltung zuzukommen. Wenn über das Schicksal einer bestimmten Zellgruppe (als Ganzes) und ihre Bedeutung für den weiteren Entwicklungsgang nicht immer zur Zeit der Entstehung der betreffenden Zellgruppe entschieden wird, sondern in manchen Fällen die Entscheidung hierüber schon in früheren Stadien der Ontogenese getroffen würde, so kommen wir zur Frage, ob die Entscheidung über gewisse Schicksale schon in der Eizelle getroffen worden sein kann. Entsprechend unserem Standpunkte, dass die späteren Complicationen des Körpers in der Eizelle noch nicht vorgebildet sein können, kann es sich hier nur um allgemeinere Beziehungen (Axen- und Richtungsverhältnisse etc.) handeln. Soweit letztere in Frage kommen, ist dies unzweifelhaft der Fall. Schon im befruchteten Ei ist die Hauptaxe durch die excentrische Lage des ersten Furchungskerns und in vielen Fällen durch eine entsprechende Vertheilung der Dottersubstanzen, sowie durch die Lage der Richtungskörperchen gekennzeichnet und über die differente Qualität ihrer beiden Pole entschieden. Bei Bilaterien werden wir auch die Entscheidung über rechts und links, sowie über vorn und hinten vielleicht schon im Ei als gegeben annehmen müssen (vgl. unten das Cap. „Ueber die Bestimmung der Richtung der ersten Furche"). In einzelnen Fällen geht die Complication des Eibaues noch weiter, indem (Myzostoma, Ilyanassa) besonders localisirte Substanzen vorhanden sind, durch welche jene Zellen, denen sie später mitgegeben werden, für ein bestimmtes Schicksal prädeterminirt werden.

Es muss besonders hervorgehoben werden, dass diese im Ei gegebenen Bestimmungen häufig an Merkmale des Zellprotoplasmas der Eizelle geknüpft zu sein scheinen. Wir können diesbezüglich mit Driesch verschiedene Stufen der Organisation der Eizelle unterscheiden. Den einfachsten Bau haben die Eier der Medusen, Echinodermen und die von Amphioxus. Hier ist die Vertheilung der Nahrungsdotterkörnchen, in so weit solche vorhanden sind, eine mehr gleichmässige. In Folge dessen ist die Lage der primären Eiaxe nur durch die excentrische Lage des ersten Furchungskerns (und eventuell durch die Richtungskörperchen) gekennzeichnet. Die Furchung ist nahezu aequal. Die Zellen der Blastula unterscheiden sich nur wenig an Dottergehalt und Grösse von einander. Wir werden hier (vgl. oben p. 109) vielleicht eine Polarität und Bilateralität der einzelnen Theilchen des Eiplasmas annehmen dürfen.

Bei dem Ei der Ascidien kommt bereits eine entschieden telolecithale Vertheilung der Nahrungsdottersubstanzen hinzu. Die Furchung ist inaequal und von Anfang an deutlich bilateral (vgl. Spec. Theil p. 1270).

Bei dem Froschei ist die Hauptaxe durch die Anordnung der Nahrungsdottersubstanzen, welche sich nach ihrem specifischen Gewichte unter Einfluss der Schwerkraft einstellen, gekennzeichnet. Hier kommt ausserdem eine von dem übrigen Ei-Inhalt differente

oberflächliche Rindenschicht in Betracht. Die Furchung ist deutlich inaequal; die Differenzen der Blastomere späterer Stadien sind bedeutende.

Bei dem Ctenophorenei ist eine oberflächliche Plasmarinde, von einer im Inneren gelegenen Nahrungsdotteransammlung zu unterscheiden. Der Eikern liegt in der Nähe des animalen Poles. Die Furchung ist stark inaequal. Die Differenzen zwischen Macro- und Micromeren sind bedeutende.

Bei den Eiern der Anneliden und Gastropoden scheint der Eibau insofern noch complicirter, als hier ein äusserst bestimmt geregeltes Furchungsmosaik zu beobachten ist. Hier werden jedenfalls gewisse Blastomere für ihr Schicksal durch bestimmte, schon im Ei localisirte Substanzen determinirt.

Wenn wir andererseits die verschiedenen bisher durch Experimente auf das entwicklungsmechanische Vermögen der Furchungszellen befragten Formen nach dem Grade ihrer Regulationsfähigkeit an einander reihen, so erhalten wir eine Reihenfolge, welche sich mit der oben nach den sichtbaren Verhältnissen des Eibaues gegebenen, einigermaassen deckt.

Bei den Formen mit einfachstem Eibau (Amphioxus, Medusen) ist ein sehr grosses Regulationsvermögen zu bemerken. Die isolirten Blastomere erfahren eine sofortige Umdifferenzirung, durch welche das verkleinerte Ganze hergestellt wird. Die Furchung derselben ist in der Regel eine Ganzfurchung, d. h. sie furchen sich so wie das normale Ei. Aehnlich verhalten sich die Teleostier-Eier.

Hier wäre zunächst das Froschei anzuschliessen, bei welchem unter bestimmten Verhältnissen die $^1/_2$ Blastomere zur Herstellung des verkleinerten Ganzen befähigt sind, während sie unter anderen Verhältnissen sich zu Halbembryonen entwickeln.

An dem Echinodermenei tritt uns die merkwürdige Thatsache entgegen, dass isolirte Blastomere sich zunächst so furchen, wie sie dies im normalen Verbande gethan haben würden, also „halb“ oder „viertel“, während die regulatorischen Umdifferenzirungsprocesse erst später einsetzen. Aehnlich verhalten sich manchmal Amphioxus und, wie es scheint, die Ascidien.

Den hochorganisirten Eiern der Ctenophoren, Anneliden, Gastropoden, Myzostoma scheint das Regulationsvermögen fast vollkommen abhanden gekommen zu sein. Daher furchen sich isolirte Blastomere immer so, wie sie es im normalen Verbande gethan haben würden, und aus ihnen resultiren die entsprechenden Halb- oder Viertelbildungen. Hier kommt es nicht zur Herstellung des Ganzen oder höchstens (Ctenophoren) auf dem Wege spät einsetzender Regenerationsvorgänge.

Mangelndes Regulationsvermögen beweist noch nicht mit Sicherheit die bestimmte Localisation der einzelnen Anlagen im Ei und eine hieraus resultirende Specification der Furchungszellen für ein bestimmtes Schicksal und nichts Anderes. Es wäre auch der Fall denkbar, dass die Blastomere ihrer prospectiven Potenz nach noch unter einander vertauschbar wären, dass aber die Vorbedingungen hierzu fehlen, weil dieselben jene regulatorischen Lage- und Gestaltveränderungen, welche zur Herstellung des verkleinerten Ganzen nöthig sind, nicht auszuführen im Stande sind. Streng genommen beweist also die Unfähigkeit, Halbbildungen zum verkleinerten Ganzen

umzuconstruiren, noch nichts für die Localisation der Anlagen im Ei und eine durch dieselbe erfolgende Einschränkung der prospectiven Potenzen der Furchungszellen. Andererseits müssen wir uns davor hüten, aus dem Nachweis der Möglichkeit der Umdifferenzirung in einem bestimmten Stadium sofort auf die völlige Gleichwerthigkeit der Elemente für das normale Geschehen zu schliessen. Denn wir wissen, dass die Determinirung für ein bestimmtes Schicksal des normalen Entwicklungsganges schon in früherer Zeit stattgefunden haben kann. So wissen wir z. B., dass die Bestimmung der Medianebene für die normale Entwicklung des Froscheis zur Zeit der Copulation der Geschlechtskerne erfolgt (nach Roux; vgl. p. 89), und andererseits scheint aus gewissen Versuchen von O. Hertwig und Born (Pressung zwischen schrägen Platten) hervorzugehen, dass es möglich ist, noch in späteren Stadien der Entwicklung durch künstlich gesetzte bilaterale Vertheilung der Massen die Lage der Medianebene abzuändern. Wir würden in diesem Falle irren, wenn wir schliessen wollten: weil in jenen späteren Stadien eine neue Medianebene inducirt werden kann, so sei die Bestimmung derselben für das normale Geschehen zu dieser Zeit überhaupt noch nicht erfolgt. Ebenso werden wir aus dem Nachweis der Vertauschbarkeit der Zellen der Echinidenblastula noch nicht schliessen dürfen, dass über die Verwendung derselben für das normale Geschehen noch keine Bestimmung getroffen worden sei.

Nur ganz im Allgemeinen werden wir zwischen beiden Phänomenen (mangelnde Regulationsfähigkeit und Beschränkung der prospectiven Potenz) einen gewissen Zusammenhang constatiren dürfen. Weil aus dem einfach gebauten Echinidenei Blastulazellen erzeugt werden, die einander noch sehr ähnlich sind, kann hier leichter eine Umarbeitung dieses Materials zu neu inducirtem Schicksal erfolgen. Wir werden annehmen dürfen, dass in diesem Falle die Fixirung der Entwicklungsrichtung in den einzelnen Theilen auch für die Norm noch keine sehr feste ist, und dass vielleicht ein beständiger Einfluss des Ganzen auf die Theile nöthig ist, um dieselben in dieser Fixirung zu erhalten. Allerdings beweist die Halbfurchung isolirter Blastomere auch hier ein gewisses Maass von Selbstdifferenzirung. Für das Ei der Medusen und von Amphioxus aber werden wir vielleicht die Entwicklung der Theile während der Furchung noch hauptsächlich als abhängige Differenzirung betrachten dürfen.

In dem hochorganisirten Ei der Ctenophoren, Anneliden, Gastropoden und Nematoden ist vielleicht über das Schicksal der einzelnen Theile durch die verschiedene Vertheilung der Substanzen des Eiplasmas schon zu Beginn der Entwicklung entschieden. Ob dies für alle oder auch nur viele Blastomere gilt, wäre erst noch zu untersuchen. Wir wissen es nur für einige Fälle mit Bestimmtheit. Hier vollzieht sich dann die Entwicklung mehr unter dem Bilde der Mosaikarbeit, und für diese Fälle hat das His'sche Princip der organbildenden Keimbezirke volle Geltung. Das mangelnde Regulationsvermögen dieser Formen ist dann vielleicht doch auf die schon in früher Zeit eintretende Specification der Theile zurückzuführen.

Wir müssen sonach Formen mit complicirterem Eibau, bei denen die Differenzirung der in der Blastula deutlich werdenden Anlagen mehr auf Selbstdifferenzirung und Mosaikarbeit beruht, von den ein-

facheren Formen trennen, bei welchen während der Furchung und Blastulabildung durch Einwirkung der Theile auf einander über das Schicksal derselben entschieden wird. Wie wir uns diese wechselseitige Einwirkung der Theile zu denken haben, möchten wir einstweilen noch dahingestellt sein lassen. Dieselbe kann auf irgend welchen dynamischen Einflüssen beruhen oder auf Abgabe bestimmter Stoffe oder vielleicht — wie dies neuerdings LOEB wahrscheinlich zu machen suchte — bloss auf der den Blastomeren durch die gedrängte gegenseitige Lage aufgezwungenen geometrischen Gestalt.

Demnach würde das 1/2 Blastomer des Froscheis sich so lange zu einem Hemiembryo entwickeln, so lange die ihm durch die Zweitheilung auferlegte Gestalt und eine derselben entsprechende Vertheilung der Theilchen im Inneren erhalten bleiben. Werden diese Verhältnisse durch irgend welche Einwirkungen gestört, so treten regulatorische Umordnungen ein, durch welche ein verkleinertes Ganzes hergestellt wird. Dieselben dürften je nach dem Zeitpunkt ihrer Activirung auf verschiedenen Prozessen beruhen. Wenn — wie dies bei Amphioxus und den Medusen der Fall ist — die isolirten Blastomere sofort mit der Herstellung des verkleinerten Ganzen antworten, beruht die Umdifferenzirung auf einer Veränderung der Gestalt des isolirten Blastomers, welches sich zur Kugelform abrundet, sowie vermuthlich auf einer geänderten Anordnung (resp. Orientirung) der Plasmatheilchen. In jenen Fällen, in denen — wie bei den Echinodermen — die Umdifferenzirung erst in späteren Furchungsstadien oder im Blastulastadium vor sich geht (wobei die Semiblastula in eine verkleinerte Ganzblastula umgeformt wird), kommen zu den genannten Processen noch Lageverschiebungen der einzelnen Zellen hinzu. Es ist noch nicht ermittelt, in wie weit die von ROUX entdeckte Selbstordnung der Furchungszellen hierbei als regulatorisches Princip wirksam ist. Die von METSCHNIKOFF für Oceania armata, sowie für die Planarien während der Furchung beobachtete Blastomerenanarchie verweist uns fast mit Nothwendigkeit auf eine derartige Annahme.

Gewisse, für das ganze spätere Leben grundlegende Differenzirungen allgemeinster Art (Axen- und Richtungsverhältnisse) scheinen also vielfach schon in der befruchteten Eizelle durch Präformation fixirt zu sein[1]). Die Eizelle enthält gewissermaassen — um mit DRIESCH zu

[1]) Eine besonders interessante Illustration erfährt dieser Satz durch einige Beobachtungen an Gastropoden, auf welche RABL neuerdings aufmerksam gemacht hat. Schon MARK hat darauf hingewiesen, dass die Polstrahlen in befruchteten, aber noch ungefurchten Eiern von rechtsgewundenen Schnecken (Limax), während der Richtungskörperchenbildung, sowie nach derselben in der Form einer rechtsgewundenen Spirale verlaufen. Nach den Untersuchungen von KOSTANECKI und SIEDLECKI zeigen sie bei der linksgewundenen Physa die Form einer linksläufigen Spirale. Man kann annehmen, dass durch diese Anordnung der plasmatischen Structuren zunächst der Furchungstypus, welcher hier ebenfalls spiraligen Character hat, beeinflusst wird. Bezüglich des Furchungstypus von linksgewundenen Schnecken liegt die interessante Mittheilung von CRAMPTON vor, welcher nachweist, dass bei diesen Formen (Physa) die Kernspindeln der ersten und späteren Furchungsstadien eine andere Orientirung zeigen als bei den rechtsgewundenen Schnecken (Limnaea), und dass entsprechend dieser abweichenden Stellung der Spindeln die Spiraldrehungen bei der Furchung von Physa in umgekehrter Reihenfolge verlaufen als bei Limnaea. (Vgl. H. E. CRAMPTON: Reversal of Cleavage in a sinistral Gastropod. Ann. N. Y. Acad. Sc. Vol. VIII. 1894.)

sprechen — ein Coordinatensystem, welches bei normaler Entwicklung unverändert von derselben auf das Blastulastadium übertragen wird, bei gesetzten Störungen aber einem neu inducirten System Platz machen muss. Durch dies Coordinatensystem ist der Ort später auftretender Differenzirungen schon von Anfang an bestimmt. Die materielle Grundlage dieses Systems können wir allgemein als Eistructur bezeichnen.

In manchen Fällen (Insecteneier) sind die Axenverhältnisse bilateraler Thiere schon durch die Gestalt des Eis ausgedrückt. Hier müssten wir fragen, ob die Gestalt durch die Structur des Eis erzeugt ist oder durch andere Factoren (z. B. durch die Form des Follikels), und ob dieser Gestalt überhaupt eine bestimmte innere Structur entspricht.

Die typische Eistructur kann das Resultat von Vorgängen sein, welche das Ei während der Vorentwicklung (Oogenese, Reifungs- und Befruchtungsprocess) betroffen haben. Es wäre aber auch denkbar, dass allgemeine morphologische Charactere der Eizelle durch Vererbung von ihren Vorfahren in der Keimbahn überkommen sind. Dieselben (z. B. die bilaterale Symmetrie) würden dann vielleicht ein Allgemeinbesitz sämmtlicher Zellen des betreffenden Organismus sein. Nach dieser Richtung ist besonders auf die neueren Ausführungen von Rabl zu verweisen, welcher sämmtlichen Zellen des Bilaterienkörpers einen bilateralen (oder dissymetrischen) Bau zuschreibt.

Von einer Isotropie des Eiplasmas kann nach dem Gesagten nur in so fern die Rede sein, als im Rahmen der gegebenen Eistructur die einzelnen Protoplasmatheilchen sich unter einander vertreten können.

Litteratur.

Bergh, R. S. *Vorlesungen über allgemeine Embryologie. Wiesbaden. 1895.*

Bergh, R. S. *Das Schicksal isolirter Furchungszellen. Zool. Centr. 7. Jahrg. 1900.*

Delage, Y. *La structure du protoplasme et les théories sur l'hérédité et les grands problèmes de la biologie générale. Paris. 1895.*

Driesch, H. *Entwicklungsmechan. Studien. VI. Ueber einige allgemeine Fragen der theoretischen Morphologie. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 55. Bd. 1892.*

Driesch, H. *Entwicklungsmechan. Studien. X. Ueber einige allgemeine entwicklungsmechanische Ergebnisse. Mitth. Zool. Stat. Neapel. 11. Bd. 1893.*

Driesch, H. *Analyt. Theorie der organischen Entwicklung. Leipzig. 1894.*

Driesch, H. *Betrachtungen über die Organisation des Eis und ihre Genese. Arch. f. Entw.-Mech. 4. Bd. 1896.*

Driesch, H. *Die Localisation morphogenetischer Vorgänge. Ein Beweis vitalistischen Geschehens. Arch. f. Entw.-Mech. 8. Bd. 1899.*

Driesch, H. *Resultate und Probleme der Entwicklungsphysiologie der Thiere. In: Ergebn. der Anat. und Entwicklungsgesch. v. Merkel-Bonnet. 8. Bd. 1899.*

Heider, C. *Das Determinationsproblem. Referat. Vers. der Deutschen Zool. Ges. Graz. 1900.*

Hertwig, O. *Aeltere und neuere Entwicklungstheorien. Rede. Berlin. 1892.*

Hertwig, O. *Zeit- und Streitfragen der Biologie. I. Präformation oder Epigenesis. Jena. 1894. II. Mechanik und Biologie. Jena. 1897.*

Hertwig, O. *Die Zelle und die Gewebe. 2. Th. Jena. 1898.*

Labbé, A. *La Cytologie expérimentale. Paris. Carré & Naud. 1898.*

Morgan, T. H. *The development of the frogs egg. New York. 1897.*

Nägeli, C. *Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München und Leipzig. 1884.*

Rabl, C. *Ueber den Bau und die Entwicklung der Linse. III. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 67. Bd. 1900.*

Rabl, C. *Homologie und Eigenart. Verhandl. der Deutschen Pathologischen Gesellschaft. II. 1899.*

Roux, W. *Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik. Leipzig. 1895.*

Roux, W. *Einleitung zu den „Beiträgen zur Entwicklungsmechanik des Embryo". Zeitschr. f. Biologie. 21. Bd. 1885. Ges. Abh. No. 13.*

Roux, W. *Ueber das entwicklungsmechanische Vermögen jeder der beiden ersten Furchungszellen des Eis. Verh. Anat. Ges. Wien. 1892. Ges. Abh. No. 26.*

Roux, W. *Ueber Mosaikarbeit und neuere Entwicklungshypothesen. Anat. Hefte v. Merkel-Bonnet. 1893. Ges. Abh. No. 27.*

Roux, W. *Ueber die Specification der Furchungszellen etc. Biol. Centralbl. 13. Bd. 1893. Ges. Abh. No. 28.*

Roux, W. *Nachwort zu Band II der Ges. Abhandlungen. Ges. Abh. No. 33.*

Roux, W. *Ueber die verschiedene Entwicklung isolirter erster Blastomeren. Arch. f. Entw.-Mech. 1. Bd. 1895.*

Roux, W. *Für unser Programm und seine Verwirklichung. Arch. f. Entw.-Mech. 5. Bd. 1897.*

Weismann, A. *Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung. Jena. 1892.*

Wilson, E. B. *Amphioxus and the Mosaic Theory of Development. Journ. Morph. 8. Bd. 1893.*

Wilson, E. B. *Appendix to Crampton Exp. Studies etc.: On Cleavage and Mosaic-Work. Arch. f. Entw.-Mech. 3. Bd. 1896.*

Wilson, E. B. *The Cell in Development and Inheritance. New York and London. 1896. Sec. Edit. 1900.*

17. Embryonale Transplantationen.

Die im Vorhergehenden besprochenen Resultate wurden hauptsächlich gewonnen auf Grund von Versuchen, durch welche das entwicklungsmechanische Vermögen isolirter Theile des Keimes (isolirter Blastomere, amputirter Parthien der Blastula etc.) festgestellt wurde. Wenn es auf diese Weise vielfach möglich ist, aus einem Ei mehrere Embryonen zu erhalten, so fragt es sich, ob es nicht auch umgekehrt möglich ist, aus mehreren Eiern einen einzigen Embryo zu erziehen. Derartiges scheint in der That vorzukommen. Metschnikoff beobachtete bei Mitrocoma annae die spontane Verschmelzung von Blastulis, aus denen dann Planulalarven und Hydranthen gezogen wurden. Auch Zoja hat für diese Blastulaverschmelzung bei Mitrocoma einige Angaben gemacht. Metschnikoff bildet einen Riesenhydranthen ab, der allerdings an seiner Basis bereits eine zweite Hydranthenknospe trägt. Immerhin scheint es wahrscheinlich, dass das Hauptindividuum aus mehreren Blastulis hervorgegangen sei.

Später hat Morgan unter gewissen, künstlich gesetzten, aber nicht immer zu erreichenden Bedingungen das Verschmelzen von Sphaerechinus-Blastulis zu einer einzigen beobachtet, und ähnliche Vorkommnisse wurden schon von Herbst bei seinen Lithiumculturen gelegentlich notirt. Eine derartige, aus zwei gewöhnlichen Blastulis hervorgegangene Doppelblastula erhält zunächst immer zwei Darmeinstülpungen, und vielfach bilden sich daraus überhaupt nur mit einander verwachsene Individuen, von denen jedes seinen besonderen Darm und seine Skeletanlage erhält. In anderen Fällen kann aber die Doppelbildung nachträglich auf ein einziges Individuum umgearbeitet werden, indem ein Urdarm in der Entwicklung vorauseilt und die Centralanlage darstellt, um welche sich der nachträgliche

Pluteus gruppirt. Das andere in Bildung begriffene Individuum wird gewissermaassen aufgezehrt. Gelegentlich kommt auch die Verschmelzung der beiden Urdarmanlagen zu einer einzigen zur Beobachtung, — ein Vorkommniss, das auch von DRIESCH für Asterias-Larven (an Zwillingen aus zwei $^1/_2$ Blastomeren) angegeben wurde.

Neuerdings gelang es DRIESCH, unter Anwendung gewisser, complicirter und in ihrem Erfolge nicht ganz sicherer Methoden bei Echiniden Verschmelzungen von Blastulis zu erzielen, welche zum Theil den oben beschriebenen ähnliche Doppelbildungen, zum Theil jedoch Grossbildungen lieferten, deren Entwicklung von Anfang an eine einheitliche war. Es ist hiermit der Nachweis erbracht, dass durch Verschmelzung von zwei Keimen ein Individuum entstehen kann (Fig. 61).

Hier sind auch die von SALA, ZOJA und ZUR STRASSEN studirten Rieseneier von Ascaris zu erwähnen, welche wahrscheinlich durch

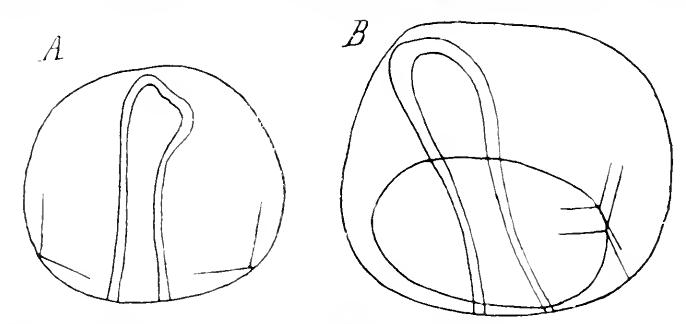


Fig. 61. *A* Normale Gastrula von Sphaerechinus.
B Grosse Einheitsgastrula derselben Form mit einem doppelzelligen Mesenchymring, durch Verwachsung von zwei Blastulis entstanden (nach DRIESCH).

Verschmelzung von zwei Eiern entstehen und, wenn sie monosperm befruchtet werden, normal entwickelte Riesenindividuen hervorgehen lassen, an denen „jedes Organ, auch die zweikernige Geschlechtsanlage, in typischer Form und Zellenzahl gebildet war, nur grösser als sonst". Dieses Resultat würde mit den oben erwähnten Ermittlungen DRIESCH's an Echiniden in Widerspruch stehen, bei denen Zellenzahl und Eivolumen (Keimwerth) einander proportional sind. DRIESCH fand übrigens auch bei den aus 2 Blastulis hervorgegangenen grossen Ganzbildungen die Zahl der Mesenchymzellen verdoppelt.

Aehnliche Verschmelzungen sah KORSCHELT bei abnorm lange in der Leibeshöhle zurückgehaltenen Eiern von Ophryotrocha eintreten.

Litteratur.

Driesch, H. *Studien über das Regulationsvermögen der Organismen. 4. Die Verschmelzung der Individualität bei Echinidenkeimen. Arch. f. Entw.-Mech. 10. Bd. 1900.*

Korschelt, E. *Ueber Kerntheilung, Eireifung und Befruchtung bei Ophryotrocha puerilis. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 60. Bd. 1895.*

Metschnikoff, E. *Embryologische Studien an Medusen. Wien. 1886.*

Morgan, T. H. *The Formation of one Embryo from two Blastulae. Arch. f. Entw.-Mech. 2. Bd. 1895.*

Zur Strassen, O. *Ueber die Riesenbildung bei Ascaris-Eiern. Arch. f. Entw.-Mech. 7. Bd. 1898.*

18. Ueber die Localisation der Determinationsfactoren in der Zelle.

Wir haben gesehen, dass gewisse die Formbildung des Embryos bestimmende Factoren schon in der befruchteten Eizelle durch Präformation gegeben sind. Es handelt sich hierbei allerdings nur um ganz wenige „Anlagen“ von Differenzirungen, die sich nur auf die nächsten, schon während der Furchung oder bald nach derselben in Erscheinung tretenden Gestaltungen beziehen. Manche — wie die Bestimmung der Axenverhältnisse — sind allerdings von bleibender Bedeutung. Ferner haben wir erkannt, dass wir den Eiern der verschiedenen Formen eine verschiedene Complication des Eibaues zuzuschreiben haben, indem bei manchen eine grössere, bei anderen eine geringere Zahl von im Ei gegebenen, localisirten Formbildungsfactoren anzunehmen ist. Schliesslich haben die im Vorhergehenden besprochenen Experimente die Thatsache erkennen lassen, dass in vielen Fällen sichtbare Differenzirungen im Zellprotoplasma der Eizelle in letzter Linie in ursächlichen Beziehungen zu den nächsten Gestaltungsprocessen stehen.

Nichtsdestoweniger wird von vielen Forschern derzeit die Ansicht vertreten, dass der Zellkern, speciell die chromatischen Substanzen desselben, von noch grösserer, ja vielleicht alleinig ausschlaggebender Bedeutung für die Formbildungsprocesse sei. Im Chromatin des Zellkernes hätten wir jene Substanz zu erblicken, welche die Gestaltbildungen beherrscht, das hypothetische Idioplasma Nägeli's, auf dessen Uebertragung von den Eltern auf die Nachkommen die Thatsache der Vererbung zurückzuführen sei. Diese Ansicht, von Strasburger und O. Hertwig unter Zugrundelegung der genaueren Beobachtungen über die Vorgänge bei der Befruchtung aufgestellt, schien durch die Pflüger'sche Lehre von der Isotropie des Eiplasmas wesentlich befestigt zu sein. Denn, wenn die einzelnen Theilchen des Zellplasmas für die Formbildung gleichwerthig erschienen, so war offenbar der Zellkern in den Vordergrund der Frage nach der Localisation der formbildenden Factoren gerückt. Wir haben im Vorstehenden ausgeführt, wie die Lehre von der Isotropie des Eiplasmas derzeit eine wesentliche Einschränkung erfahren hat. Die An-

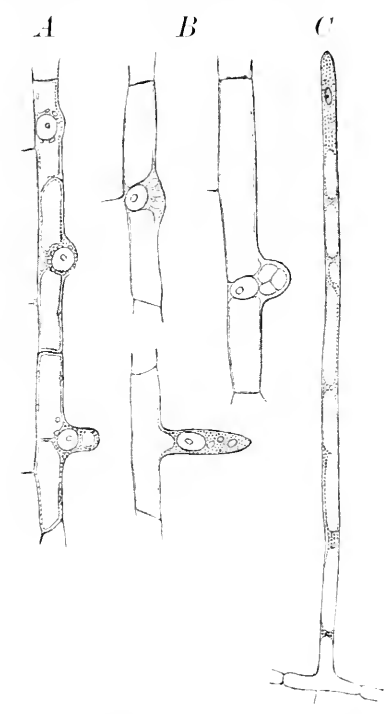


Fig. 62. *A* Entstehung von Wurzelhaaren bei Pisum sativum. Der Zellkern liegt an der Stelle, an welcher die Bildung des Wurzelhaares im Gange ist.

B Drei Stadien der Entwicklung des Wurzelhaares von Cucurbita pepo. Der Kern weist die gleiche Lagebeziehung zur Ausstülpung des Wurzelhaares auf.

C Wurzelhaar von Cannabis sativa: der Zellkern liegt an der Spitze, wo das Wachsthum stattfindet (nach Haberlandt, aus Verworn, Allgemeine Physiologie).

nahme, dass der Zellkern der ausschlaggebende Factor für die Entwicklung sei, stützt sich auf folgende Beobachtungen:

1. Die Bedeutung des Kerns für gewisse Stoffwechselvorgänge der Zelle. HABERLANDT fand die Lage des Zellkerns in inniger Beziehung zu intensiven Wachsthumsprocessen der Zelle (vgl. Fig. 62). KLEBS ermittelte, dass nur kernhaltige Protoplasmastücke im Stande seien, eine Zellmembran zu bilden, KORSCHELT beobachtete, dass der Kern durch seine Lage und Gestalt (Formveränderung) bestimmte Beziehungen zu den Ernährungsprocessen der Zelle (vgl. Fig. 63), sowie zu Secretionsvorgängen erkennen lasse. Diesen Erfahrungen reihen sich die neueren anderer Beobachter an.

Hier schliessen sich an die Ermittlungen über die Bedeutung des Kerns für die Regeneration der einzelligen Wesen, welche auf den Versuchen von BRANDT, NUSSBAUM, BALBIANI, GRUBER, HOFER, VERWORN u. A. beruhen. Man erkannte, dass durch Zerschneiden erhaltene Stückchen von Protozoen sich nur dann zu einem ganzen Individuum zu ergänzen vermögen, wenn sie wenigstens einen Theil der Kernsubstanz in sich enthalten (vgl. Fig. 64). Kernlose Plasmastücke sind im Stande, längere Zeit zu leben, aber es scheint ihnen die Fähigkeit der Assimilation oder doch wenigstens die Fähigkeit zu typischer Formbildung zu fehlen.

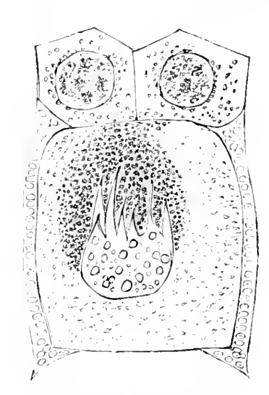


Fig. 63. Eizelle von *Dytiscus marginalis* im Eifollikel, darüber zwei Nährzellen (nach KORSCHELT).
Von den Nährzellen tritt Nährmaterial in die Eizelle ein, welchem der Eikern spitze Pseudopodien entgegensendet. (Aus VERWORN, Allgem. Physiologie.)

2. Die bedeutsame Rolle des Kerns beim Vorgange der Befruchtung. Man hat erkannt (O. HERTWIG), dass die Befruchtung des Eis normaler Weise stets eine monosperme ist, und dass die beiden Vorkerne bei derselben schliesslich sich an Grösse und Aussehen als gleichwerthig erweisen, sowie dass das Wesentliche der Befruchtung in einer Verschmelzung dieser beiden Kerne gegeben ist, wobei von väterlicher und mütterlicher Seite nicht nur die gleiche Menge Chromatin, sondern auch die gleiche Zahl von Kernschleifen zur Bildung des ersten Furchungskernes beigesteuert wird. Unter der Annahme, dass den einzelnen Chromosomen eine Individualität zukommt, welche auch im ruhenden Kerne erhalten bleibt, können wir mit VAN BENEDEN und BOVERI die Thatsache der Vererbung darauf zurückführen, dass durch die bei jeder folgenden Kerntheilung auftretende Spaltung der Chromosome jeder Tochterzelle die gleiche Zahl väterlicher und mütterlicher Kernschleifen zugetheilt wird, — eine Annahme, welche durch neuere Beobachtungen von RÜCKERT und HÄCKER gestützt wird.

Ferner nöthigt uns auch die Thatsache, dass die Vererbungstendenzen von väterlicher und mütterlicher Seite in gleicher Stärke auf die Nachkommen übertragen werden (eine Thatsache, die besonders durch die Erfahrungen mit Bastardirungsversuchen eclatant wird), dazu, ein aequivalentes Substrat dieser Vorgänge in der weiblichen und männlichen Geschlechtszelle anzunehmen. Da nun, wie wir oben erwähnt haben, sich bei der Befruchtung die Gleichartigkeit der beiden Kerne ergeben hat, während die Genitalzellen sonst nach jeder

anderen Richtung äusserst verschieden sind und speciell den Spermatozoen ein Cytoplasma eigentlich kaum zukommt, so werden wir auch durch diese Ueberlegung auf den Kern als den Träger der formbestimmenden Factoren verwiesen.

3. Die Reifungsprocesse der Keimzellen, aufgefasst als eine Einrichtung zur Verhütung der Summirung der Erbmassen. Es handelt sich bei der Ausstossung der Richtungskörperchen und bei den ganz homologen Processen der Reifung der Samenzellen um eine Verminderung der chromatischen Substanzen. Da nun bei den unmittelbar nach der Befruchtung auftretenden Entwicklungsvorgängen (während der Furchung) eine rapide Vermehrung des Chromatins auf das Hundertfache der ursprünglich vorhandenen Masse zu beobachten ist, so würde die vor der Befruchtung auftretende Verminderung des Chromatins als zweckwidrig erscheinen, wenn es sich bloss um die Substanz an und für sich handeln würde. Man muss annehmen, dass es sich um die Elimination von bedeutungsvollen Organisationstheilen handelt (O. Hertwig in seinem Werke: „Die Zelle und die Gewebe“, Cap. IX).

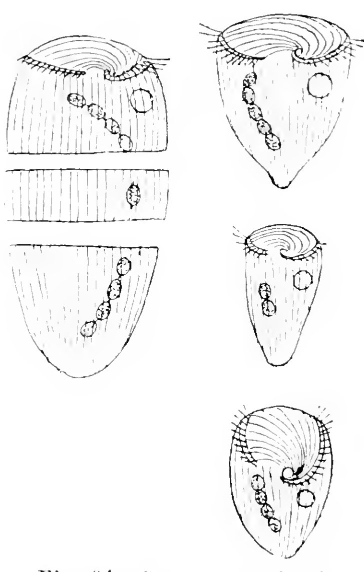


Fig. 64. Stentor, in drei kernhaltige Theilstücke zerschnitten (links); die daraus hervorgegangenen drei regenerirten Stentoren (rechts). (Nach Gruber, aus Häcker, Praxis und Theorie etc.)

4. Die Möglichkeit, die complicirten Vorgänge der Mitose teleologisch als eine Einrichtung zu möglichst exacter Vertheilung qualitativ differenter Theilchen der Kernsubstanz zu betrachten. Es wurde von Roux hervorgehoben und von Weismann und Anderen anerkannt, dass die bei der Mitose zu beobachtende, wichtige Erscheinung der Längsspaltung der Kernschleifen ein Vorgang sei, der eine äusserst exacte Vertheilung der Kernsubstanz ermöglicht. Die ganze complicirte und von der Natur mit merkwürdiger Zähigkeit festgehaltene Einrichtung der Mitose würde sich verstehen lassen, wenn wir annehmen, dass sie den Zweck hat, kleinste Theilchen des Kerns, welche ihren Qualitäten nach verschieden sind, in bestimmter Weise auf die beiden Tochterkerne zu vertheilen. Es kann dies sowohl in der Weise geschehen, dass auf jeden Tochterkern die gleiche Menge von jedem einzelnen der qualitativ verschiedenen Theilchen entfällt (erbgleiche Theilung), als auch in der Weise, dass die verschiedenen Qualitäten in ungleicher Weise den Tochterkernen zugetheilt werden (erbungleiche Theilung). Ob die Annahme des Vorkommens des letzteren Modus zulässig ist, ist eine in neuerer Zeit viel umstrittene Frage. (Vgl. unten p. 155 ff.)

5. Boveri's Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Boveri hat es unternommen, die Frage nach der Bedeutung des Kerns für die Gestaltbildung experimentell zu ent-

scheiden. Die Brüder HERTWIG hatten bereits beobachtet, dass durch Schütteln gewonnene kernlose Eifragmente von Echiniden durch das Eindringen von Spermatozoen befruchtet werden. BOVERI lieferte sodann durch Aufzucht isolirter derartiger kernloser Eifragmente, welche mit dem Samen derselben Art monosperm befruchtet worden waren, den Nachweis, dass dieselben sich bis zum Pluteusstadium normal zu entwickeln im Stande sind. Man erhält auf diese Weise, der Grösse des zur Verwendung gekommenen Eifragmentes entsprechend, grössere oder kleinere Zwerglarven. MORGAN, welcher Embryonen dieser Abkunft nur bis zum 16zelligen Stadium verfolgte, wies nach, dass in den Kernen derselben nur die Hälfte der normalen Chromosomenzahl vorhanden sei. Während die normale Zahl der Chromosome in geschlechtlich erzeugten Echinusembryonen 22 beträgt, zählte MORGAN an jenen Embryonen, deren Kerne sich bloss vom Spermakern ableiten, stets annähernd 11.

BOVERI wählte sodann zur Bastardirung Eier von Sphaerechinus granularis, welche mit dem Samen von Echinus

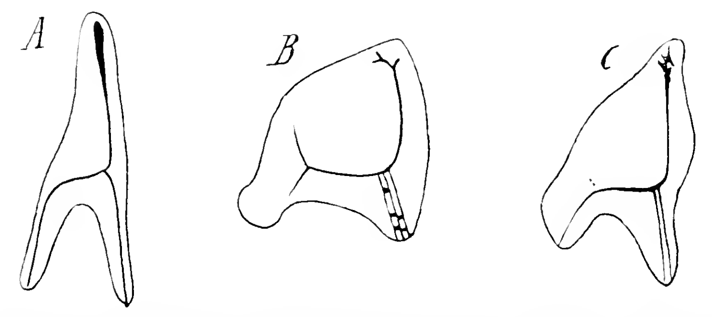


Fig. 65. *A* Seitenansicht des Pluteus von Echinus, *B* von Sphaerechinus *C* Bastard-Pluteus von Sphaerechinus-♀ und Echinus-♂. (Schematisch nach BOVERI.)

microtuberculatus befruchtet wurden. Die Pluteuslarven von Sphaerechinus sind von den Echinuslarven durch die allgemeine Körperform und durch die specielle Ausbildung des Kalkskeletes ziemlich deutlich unterschieden (vgl. Fig. 65, *A* und *B*). BOVERI überzeugte sich zunächst, dass Pluteuslarven, welche durch einen echten Bastardirungsprocess erzeugt worden sind, d. h. durch Befruchtung ganzer Eier oder kernhaltiger Eifragmente von Sphaerechinus mit Samen von Echinus, in ihren Merkmalen ein Gemisch der väterlichen und mütterlichen Gestaltungsverhältnisse erkennen lassen (Fig. 65, *C*). Die Bastardlarven stehen im Allgemeinen zwischen den beiden Elternspecies ziemlich in der Mitte.

Hierauf befruchtete BOVERI Schüttelmaterial von Sphaerechinus mit dem Samen von Echinus. Er erhielt unter den daraus gezogenen Larven eine Anzahl von Larven des Bastardtypus (Fig. 65, *C*), welche er auf unverletzte Eier oder kernhaltige Eifragmente bezog. Einige Zwergplutei jedoch liessen den reinen Echinus-Typus erkennen (Fig. 65*); BOVERI vermuthet, dass diese letzteren aus kernlosen Eifragmenten hervorgegangen seien. Da diese Plutei die reine Gestalt jener Form, von welcher der Samen stammte, aufwiesen, also „Organismen ohne mütterliche Eigenschaften“ waren,

so wäre hiermit der Beweis erbracht, dass der Zellkern die Gestaltungsverhältnisse des Embryos beherrscht.

Boveri glaubte sich um so mehr dazu berechtigt, die fraglichen Larven des Echinustypus auf kernlose Eifragmente zu beziehen, als er die Beobachtung machte, dass die Kerne dieser Formen deutlich kleiner waren als die echter Bastardlarven von gleicher Grösse, was bei der Annahme, dass sie nur von einem der beiden Vorkerne stammten, also nur die halbe Menge Chromatins enthielten, gefordert werden musste.

Der Umstand, dass es Boveri nicht geglückt ist, aus isolirten kernlosen Fragmenten Larven mit rein väterlichem Character zu erziehen, sondern dass er nur aus den Merkmalen einzelner aus gemischtem Schüttelmaterial ausgelesener Larven auf ihren Ursprung geschlossen hat, hat seine geistvollen Deductionen einer gewissen kritischen Betrachtung ausgesetzt. Seeliger und Morgan haben darauf hingewiesen, dass die Bastardlarven der beiden Formen im Allgemeinen in ihren Merkmalen sehr schwanken und zum Theil, auch wenn sie den mütterlichen Kernantheil enthalten, der väterlichen Form sehr nahe kommen können. Auch das aus der Grösse der Kerne abgeleitete Argument wurde bezüglich seiner Giltigkeit bezweifelt. Vernon hat darauf aufmerksam gemacht, dass die Charactere der Bastardlarven durch Verhältnisse der Jahreszeit und des Reifezustandes der Geschlechtsproducte beeinflusst werden. Ferner hat Driesch beobachtet, dass Bastardlarven von Echiniden, welche durch Befruchtung ganzer Eier mit dem Samen einer anderen Art erhalten waren, in Bezug auf gewisse Charactere ausschliesslich der mütterlichen Form nachgerathen. Diese Merkmale müssten wir dann durch das Eiplasma übertragen denken. Gegen die Versuche mit Eifragmenten wendet Driesch ein, dass durch das Schütteln eine Schädigung des Eimaterials gesetzt werde, welche die Entwicklung vielleicht mehr beeinflusst als die Bastardbefruchtung.

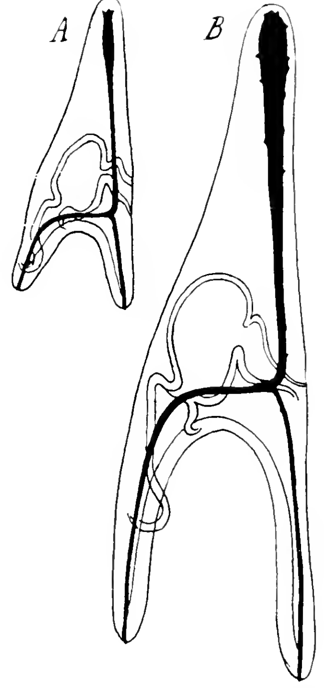


Fig. 65*. *B* normale Echinuslarve, *A* Zwerglarve von reinem Echinus-Character aus einer Cultur von Sphaerechinus-Eifragmenten, welche mit Echinus-Samen befruchtet worden waren. (Nach Boveri, aus E. B. Wilson, The cell.)

6. **Boveri's Beobachtung hinsichtlich der Chromatindiminution während der Furchung des Ascaris-Eis.** Boveri erbrachte den nachträglich von anderen Beobachtern bestätigten Nachweis, dass bei *Ascaris megalocephala* vom zweizelligen Furchungsstadium angefangen die Zellen der Keimbahn sich durch characteristische Verschiedenheiten des Kerns und der Mitose von den somatischen Zellen unterscheiden. Nur die zur Erzeugung von Genitalzellen bestimmten Blastomere behalten die ursprünglichen Chromosome in unverändertem Zustande, während die Sonderung

der somatischen Elemente dadurch bewerkstelligt wird, dass zu Beginn der Mitose die verdickten Enden der Chromosome abgestossen werden und der übrig bleibende Theil sich in eine Anzahl bei jeder späteren Theilung wieder erscheinender kleinerer Segmente auflöst (Fig. 66). In keinem anderen bisher beobachteten Falle ist die hervorragende Betheiligung des Kerns an Differenzirungsprocessen so sehr in die Augen fallend wie in diesem.

Es sei erwähnt, dass von Seiten einiger Autoren (Ziegler, Zur Strassen, Doflein) auch dem Centrosoma eine gewisse Bedeutung

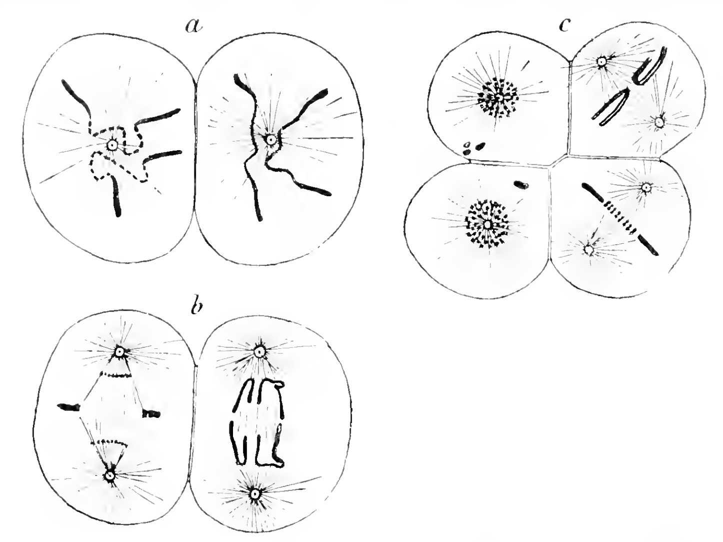


Fig. 66. Differenzirung der Keimbahn von Ascaris megalocephala univalens (nach Boveri).

a Beginn der zweiten Theilung. Rechts Keimbahnzelle. In der linken Zelle zerfallen die Schleifen in ihrem mittleren Theile in kleine Körner.

b Zweite Theilung. Rechts heterotypische Theilung der Keimbahnzelle. Links Chromatin-Diminution. Die keuligen Schleifenenden werden abgestossen und gehen zu Grunde. An der Theilung participiren bloss die schon in Tochterplatten aus einander gerückten Microsome.

c Beginn der vierten Theilung. Das rechte Zellenpaar verhält sich wie die beiden Zellen in *b*. In den linken Zellen noch abgestossene Chromatinreste. (Nach Boveri, aus Häcker, Die Praxis etc.)

für die Uebertragung bestimmter Qualitäten und die Production characteristischer Gestaltungen zugeschrieben worden ist. Wir gehen auf diese Andeutungen hier nicht näher ein, sondern verweisen auf unsere Ausführungen im Capitel „Befruchtung“. Ausserdem scheint durch die (oben p. 65 erwähnten) Versuche von Morgan über die Erzeugung künstlicher Centrosome die ganze Auffassung dieser Bildung wieder in's Schwanken gekommen zu sein. Diese Versuche, sowie andere einschlägige Beobachtungen von Mead, Carnoy und Reinke werden von Boveri im 4. Hefte seiner „Zellenstudien“ (Jena 1901) einer eingehenden Kritik unterzogen, auf welche wir hier, wie überhaupt auf die ganze, bedeutungsvolle Behandlung der Centrosomenfrage in der genannten Abhandlung nur in Kurzem verweisen.

Auf jeden Fall steht es nach dem oben Ausgeführten fest, dass

in der Organisation des Zellleibes oder Zellplasmas ein die Formbildung bestimmender Factor gegeben ist. Da nun nach dem Ausgeführten es jedenfalls als wahrscheinlich bezeichnet werden muss, dass auch dem Zellkern eine die Gestaltungsprocesse beeinflussende, ja vielleicht führende Rolle zuertheilt ist, so kommt es uns zu, die Wechselbeziehungen dieser beiden Factoren in's Auge zu fassen.

Zunächst ist auf die Abhängigkeit des Kerns von den Zuständen des Zellplasmas hinzuweisen. Aeussere Einflüsse, welche auf die Zelle nach irgend einer Richtung verändernd einwirken, betreffen zunächst immer das Zellplasma. Wir können annehmen, dass der Kern auf veränderte Zustände des Zellplasmas mit Reactionen antwortet, welche den Character der Zelle nach einer bestimmten Richtung modificiren, und dass auf derartige Wechselwirkungen die wesentlichsten Vorgänge der Entwicklung zurückzuführen sind. Die Zustände des Zellleibes enthalten die auslösenden Ursachen für die einzelnen Phasen der gestaltenden Thätigkeit des Kerns (Driesch). Während wir in den Kern vielleicht, auf Grund der oben angeführten Thatsachen, das geheimnissvolle Determinans verlegen dürfen, spielt der Zellleib gleichzeitig die Rolle des Auslösungsfactors und des Determinats. Er ist in seinen Veränderungen gleichzeitig den Einflüssen der Umgebung und den gestaltenden Einwirkungen des Kerns unterworfen. Es kommt hierbei dem Zellleib eine grössere, sichtbare Veränderlichkeit zu als dem Kern, worauf es beruht, dass die Kerne der verschiedensten Gewebe meist übereinstimmende Charactere besitzen. Während im Zellplasma die für den Zweck der eben in Gang befindlichen Ontogenie beanspruchten Differenzirungen verwirklicht werden, repräsentirt der Kern gewissermaassen das Gesammtmagazin von Möglichkeiten, welche bei eventuellen Rück- und Umdifferenzirungen noch realisirbar sind.

Der Kern spielt demnach in der Ontogenie gewissermaassen eine doppelte Rolle. Während er, mit der Hervorbringung der verschiedenartigen Differenzirungen beschäftigt, offenbar beständigen Veränderungen unterliegt, zeigt er sich bei Processen der Umdifferenzirung als der geheimnissvolle Repräsentant des Ganzen aller in der Eizelle gegebenen Realisationsmöglichkeiten. Als Träger der gesammten Erbmasse ist er gewissermaassen das Bleibende im Wechsel. Die Körperzellen — und seien sie noch so hoch specialisirt — haben in den idioplasmatischen Bestandtheilen ihrer Kerne noch etwas von der productiven Universalität der Eizelle bewahrt. In diesem Sinne hat Kerschner den Satz formulirt: „Omne vivum, omnis cellula — ovum," und schon Bonnet bezeichnete den Regenwurm mit Rücksicht auf seine grosse Regenerationsfähigkeit als einen „allgemeinen Eierstock". Neuerdings ist die Lehre von der Totipotenz der Kerne hauptsächlich durch Driesch und O. Hertwig vertreten worden. Wir müssen allerdings in Rechnung ziehen, dass die prospective Potenz der Zellen im Verlaufe der Entwicklung eine zunehmende Einschränkung erfährt, so dass es derzeit noch als fraglich erscheint, in wie weit die Körperzellen sich die Totalität der gesammten Erbmasse überhaupt bewahren. Ja, die oben erwähnte Beobachtung bezüglich der Chromatindiminution bei Ascaris (durch Boveri) scheint gegen eine derartige Annahme schwer in's Gewicht zu fallen.

Wir müssen gestehen, dass wir über die Art der Wechselwirkung zwischen Zellleib und Kern im Speciellen nicht die geringste plausible

Vorstellung zu entwickeln im Stande sind. Es fehlen uns hier die thatsächlichen Grundlagen zu einer Theorie. Bezüglich der zwei uns hier entgegentretenden Fragen: 1. wie wirkt der Zellleib auf die Substanzen des Kerns? und 2. in welcher Weise wird umgekehrt das Ganze der Zelle durch den Kern beeinflusst? hat man nur vermuthungsweise gewisse Andeutungen aufzustellen gewagt, die sich ausschliesslich mit der zweiten Frage beschäftigen. Man könnte im Anschlusse an Nägeli an eine von dem in den Kern verlegten Idioplasma ausgehende dynamische Beeinflussung des Zellplasmas denken, indem verschiedene Spannungszustände der Micellstructuren des Idioplasmas auf den Zellleib in besonderer Weise zurückwirken, oder man könnte, einer Anregung von Driesch folgend, an eine chemische Beeinflussung denken, indem vom Kerne fermentative oder irgend welche andere chemische Wirkungen ausgehen. Mehr Beifall als derartige Vermuthungen hat der von de Vries aufgestellte und später von Weismann, O. Hertwig und Anderen vertretene Gedanke gewonnen, dass bestimmte organisirte Substanztheilchen (Determinanten, Pangene oder Idioplasten) aus dem Kern in das Zellplasma übertreten und daselbst Differenzirungsprocesse nach bestimmter Richtung veranlassen. Bei der grossen Zahl von denkbaren Möglichkeiten und der Schwierigkeit, diesem Gebiete durch Beobachtungen näher zu treten, sind wir derzeit nicht in der Lage, uns für die eine oder andere derselben zu entscheiden.

Litteratur.

Balbiani, E. G. *Recherches expérimentales sur la mérotomie des Infusoires ciliés. Recueil. Zool. Suisse. 1889.*

Bonnet, K. *Betrachtungen über die organisirten Körper. Uebersetzt von J. A. E. Goeze. 1775. p. LVII.*

Boveri, Th. *Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Sitzungsber. Gesellsch. f. Morph. und Physiol. München. 1889.*

Boveri, Th. *Ueber die Befruchtungs- und Entwicklungsfähigkeit kernloser Seeigel-Eier und über die Möglichkeit ihrer Bastardirung. Arch. f. Entw.-Mech. 2. Bd. 1895.*

Boveri, Th. *Die Differenzirung der Zellkerne während der Furchung des Eis von Ascaris megalocephala. Anat. Anz. 2. Jahrg. 1887.*

Boveri, Th. *Ueber die Entstehung des Gegensatzes zwischen den Geschlechtszellen und den somatischen Zellen bei Ascaris meg. Sitz.-Ber. Ges. f. Morph. und Physiol. München. 8. Bd. 1892.*

Boveri, Th. *Die Entwicklung von Ascaris meg. etc. Festschr. f. Kupffer. 1899.*

Brandt. *Ueber Actinosphaerium Eichhornii. Diss. Halle. 1877.*

Delage, Y. *La Structure du Protoplasma et les Théories sur l'hérédité et les grands Problèmes de la Biologie Générale. Paris. 1895.*

Driesch, H. *Ueber rein mütterliche Charactere an Bastardlarven von Echiniden. Arch. f. Entw.-Mech. 7. Bd. 1898.*

Driesch, H. *Analytische Theorie der organischen Entwicklung. Leipzig. 1894.*

Gruber, A. *Ueber künstliche Theilung bei Infusorien. Biol. Centralbl. Bd. 4 u. 5. Ferner: Microscopische Vivisection. Ber. Naturf. Ges. Freiburg. 7. Bd. 1893.*

Haberlandt, G. *Ueber die Beziehungen zwischen Function und Lage des Zellkerns. Jena. 1887.*

Häcker, V. *Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre. Jena. 1899.*

Häcker, V. *Ueber die Selbstständigkeit der väterlichen und mütterlichen Kernbestandtheile u. s. w. Arch. f. Micr. Anat. 46. Bd. 1896.*

Hertwig, O. *Die Zelle und die Gewebe. Jena. 1892 und 1898. Th. I. u. II.*

Hertwig, O. *Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eis, eine Theorie der Vererbung. Jena. 1884.*

Hertwig, O. *Beitr. zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eis.* Morph. Jahrb. 1. 3 und 4. Bd. 1875, 1877 und 1878.

Hertwig, O. *Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Eine Grundlage für celluläre Streitfragen.* Arch. Micr. Anat. 36. Bd. 1890.

Hofer, B. *Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss des Kerns auf das Protoplasma.* Jena. Zeitschr. f. Naturw. 24. Bd. 1889.

Kerschner, L. *Keimzelle und Keimblatt.* Zeitschr. Wiss. Zool. 45. Bd. 1887.

Klebs, G. *Ueber den Einfluss des Kerns in der Zelle.* Biol. Centralbl. 7. Bd. 1887.

Kölliker, A. *Bedeutung der Zellkerne für die Vorgänge der Vererbung.* Zeitschr. f. Wiss. Zool. 42. Bd. 1885.

Kölliker, A. *Das Karyoplasma und die Vererbung. Eine Kritik der Weismann-schen Theorie von der Continuität des Keimplasmas.* Zeitschr. f. Wiss. Zool. 43. Bd. 1886.

Korschelt, E. *Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns.* Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. 4. Bd. 1889.

Lillie, F. R. *On the Limit of Size in the Regeneration of Stentor.* Rep. Am. Morph. Soc. III. 1896.

Morgan, T. H. *Experimental Studies on Echinoderm Eggs.* Anatom. Anz. Bd. 9. 1894.

Morgan, T. H. *The Fertilization of non-nucleated fragments of Echinoderm Eggs.* Arch. f. Entw.-Mech. 2. Bd. 1895.

Nägeli, C. *Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre.* München und Leipzig. 1884.

Nussbaum, M. *Die Theilbarkeit der lebendigen Materie.* I. Arch. f. Micr. Anat. 26. Bd. 1886.

Roux, W. *Ueber die Bedeutung der Kerntheilungsfiguren. Eine hypothetische Erörterung.* Leipzig. 1883. Gesamm. Abhandl. II. Bd. No. 17.

Rückert, J. *Ueber das Selbstständigbleiben der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz während der ersten Entwicklung des befruchteten Cyclops-Eis.* Arch. f. Micr. Anat. 45. Bd. 1895.

Seeliger, O. *Gibt es geschlechtlich erzeugte Organismen ohne mütterliche Eigenschaften?* Arch. f. Entw.-Mech. 1. Bd. 1894.

Strasburger, E. *Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung.* Jena. 1884.

Vernon, H. M. *Cross Fertilization among Echinoids.* Arch. f. Entw.-Mech. 9. Bd. 1900.

Verworn, M. *Psycho-physiologische Protistenstudien. Experimentelle Untersuchungen.* Jena. 1889.

Verworn, M. *Die physiologische Bedeutung des Zellkerns.* Pflüger's Arch. 51. Bd. 1891.

Verworn, M. *Biologische Protistenstudien.* I. Zeitschr. f. Wiss. Zoologie. 46. Bd. 1888; II. 50. Bd. 1894.

Verworn, M. *Allgemeine Physiologie.* Jena. 1895.

de Vries, H. *Intracelluläre Pangenesis.* Jena. 1889.

Weismann, A. *Aufsätze über Vererbung und verwandte biologische Fragen.* Jena. 1892.

Weismann, A. *Das Keimplasma, eine Theorie der Vererbung.* Jena. 1892.

Wilson, E. B. *The cell in development and inheritance.* Sec. Edition. New York. 1900.

19. Ueber die Bedeutung der mitotischen Kerntheilung für die Differenzirungsprocesse.

Es muss hier einer Ansicht gedacht werden, welche — viel umfochten — noch bis vor Kurzem im Vordergrunde des Interesses stand, dahingehend, dass dem Processe der mitotischen Kerntheilung ein wesentlicher, ja vielleicht der alleinige Einfluss an der Form-

bestimmung zuzuschreiben sei, indem der Character der Zelle dadurch bestimmt werden sollte, dass die Kernsubstanzen in ganz bestimmter Weise durch inaequale Theilung auf die Tochterzellen übertragen werden. Man dachte sich, dass bei der Kerntheilung Microsome des Kerns oder vielleicht noch kleinere organisirte Bestandtheile desselben in ähnlicher Weise inaequal getheilt werden könnten, wie wir dies bei der inaequalen Zelltheilung an dem Zellleibe zu beobachten im Stande sind. Ja, man glaubte nur unter diesem Gesichtspunkte die complicirten Vorgänge der Mitose teleogisch verstehen zu können. Wir haben schon oben auf die Annahme Roux' hingewiesen, dass der Mechanismus der Mitose dazu bestimmt sei, die Kernsubstanzen in besonders exacter Weise auf die Tochterkerne zu vertheilen. Es kann dabei entweder bezweckt werden, von jedem der zahlreichen, qualitativ verschiedenen Theilchen des Kerns gleiche Hälften den beiden Tochterkernen zu übermitteln (erbgleiche Theilung oder qualitative Halbirung) oder aber eine ganz bestimmte ungleiche Vertheilung der Kernqualitäten zu erzielen (erbungleiche Theilung). Nur in letzterem Falle könnte die Mitose für die Bestimmung des Characters der Tochterzellen in Frage kommen. Wir stehen demnach hier vor der viel umstrittenen Frage von der Zulässigkeit der Annahme erbungleicher Kerntheilung, eine Annahme, welche von Weimann zur Grundlage seiner Theorie der Entwicklung gemacht wurde.

Mit Rücksicht auf die oben p. 153 erwähnte doppelte Rolle des Kerns hat Weismann, dem sich Roux angeschlossen hat, die Vermuthung aufgestellt, dass wir im Idioplasma zwei Theile zu unterscheiden haben: einen activirten, welcher die normale Ontogenese beherrscht und im Verlaufe derselben durch erbungleiche Kerntheilung in gesetzmässiger Weise auf die verschiedenen Descendenten der Eizelle vertheilt wird, wonach jeder Zelle von diesem Theile nur die ihr weiteres Schicksal bestimmenden Determinanten mitgegeben werden. Dagegen soll den Zellen, in so weit sie umdifferenzirungsfähig sind, noch Reserve-Idioplasma mitgegeben sein, in welchem die Totalität der Anlagen erhalten bleibt, und welches erst bei der Auslösung von Regenerationsprocessen oder Aehnlichem in Function tritt. Gegen diese Unterscheidung zweier ihrer Bestimmung nach verschiedener Bestandtheile des Idioplasmas haben hauptsächlich O. Hertwig und Driesch Stellung genommen, indem sie an der Erhaltung der Totalität der Erbmasse, welche stets durch erbgleiche Theilung von der Eizelle auf alle ihre Descendenten übertragen werde, festhielten. Während im Falle der ersteren Annahme ein Theil des Idioplasmas durch die Ontogenese gewissermaassen aufgebraucht wird, indem der hochcomplicirte Bau desselben durch gesetzmässige Zertheilung und Vertheilung seiner Constituenten auf verschiedene Zellen in immer einfachere Theilstücke zerfällt, und das Wesen der Ontogenese in dieser Zerlegung des im Idioplasma der Eizelle gegebenen Anlagencomplexes besteht, bleibt im Falle der zweiten Annahme die Totalität des Anlagensystems im Kern ungetheilt erhalten, und stellt sich die formbestimmende Thätigkeit des Idioplasmas nur als eine durch verschiedenartige Reize ausgelöste Reaction desselben dar, durch welche es in seiner wesentlichen Zusammensetzung nicht verändert wird. Dann könnten alle Kerne hinsichtlich ihrer formbestimmenden Fähigkeiten unter einander gleichwerthig sein.

Beide Annahmen sind der Art, dass sie bisher durch Beobachtungs-

thatsachen weder widerlegt noch gestützt werden. Wir können nicht mit Sicherheit behaupten, dass die Kerne aller Zellen hinsichtlich ihres entwicklungsmechanischen Vermögens oder der in ihnen schlummernden Anlagen gleichwerthig sind. Denn wir sehen vielfach im Laufe der Ontogenese eine Einschränkung der prospectiven Potenzen eintreten, so dass nur mehr bestimmte Umdifferenzirungsmöglichkeiten vorliegen. Wir haben aber kein anderes Mittel, über die Fähigkeiten der Kerne in's Klare zu kommen. Zu behaupten, dass die Ectodermzellen der Hydra, welche, soviel wir wissen, niemals zu Entodermzellen werden, diese Fähigkeit dennoch besitzen,

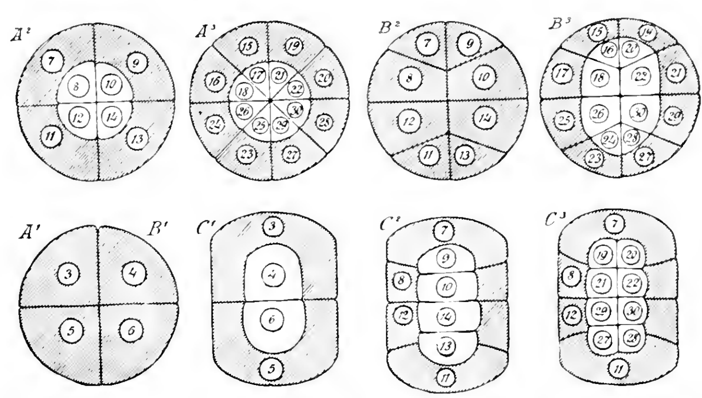
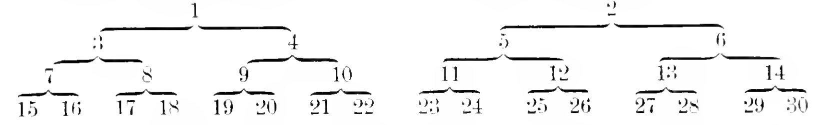


Fig. 66*. Schemata, um die Verlagerung der Kerne im Eiraume nach der Auffassung von O. Hertwig bei der Furchung unter Pressung zu zeigen. Die mit gleichen Zahlen versehenen Kerne sind von gleicher Abkunft. Die Abbildungen stellen Ansichten der Froscheier vom animalen Pole aus dar.

A bei normaler Entwicklung (A^1, A^2, A^3), *B* bei Pressung zwischen horizontalen Platten (B^1, B^2, B^3) und *C* bei Pressung zwischen verticalen Platten (C^1, C^2, C^3).

Ueber die Abkunft der Kerne geben folgende zwei Stammbäume Auskunft, bei denen die beiden ersten Blastomerere mit 1 und 2 bezeichnet sind:



und dass hier vielleicht nur die Möglichkeit, diese latenten Potenzen zu activiren, mangelt, heisst mehr aussagen, als wir mit Sicherheit können. Andererseits ist die Annahme des Vorkommens erbungleicher Theilung eine reine Fiction, zu deren Verificirung uns vorläufig alle Voraussetzungen fehlen.

Man hat den Versuchen über Furchung unter Pressung und denen über Bruchstückfurchung einen Werth für die definitive Entscheidung der Frage nach dem Vorkommen erbungleicher Theilung beimessen wollen. Bei der Furchung unter Pressung, auf welche wir an anderen Orten ausführlicher zurückkommen, wird der Furchungstypus in auffälliger Weise abgeändert. Driesch und O. Hertwig nehmen an, dass bei diesen Versuchen die Kerne an eine ganz andere Stelle im Eiraume verlagert werden als bei normaler Entwicklung (vgl. Fig. 66*), und sie schliessen hieraus auf ihre unbeschränkte Vertauschbarkeit und so auf ihre Totipotenz. Die Kerne werden im Eiraume „wie ein Haufen von Kugeln durch einander gewürfelt"

(DRIESCH). Wenn nichtsdestoweniger aus derartig behandelten Stadien ein normales Entwicklungsresultat erreicht wird, so können die Kerne nicht durch ungleiche Theilung specificirt worden sein. Es ist nicht zu läugnen, dass dieser Auffassung eine gewisse Berechtigung zukommt, aber wir können sie noch nicht als völlig zwingend anerkennen, da wir die verschiedenen Qualitäten der Kernsubstanz nicht optisch unterscheiden und daher über die Art ihrer Verlagerung nichts aussagen können.

Beweisender sind vielleicht die Versuche über Bruchstückfurchung, wie sie von DRIESCH an Echinideneiern, von DRIESCH und MORGAN, sowie von ZIEGLER an Ctenophoreneiern vorgenommen wurden. Wenn wir annehmen, dass der characteristische Furchungstypus irgend einer Form von der Structur des Zellprotoplasmas bestimmt wird, so müssen Bruchstücke befruchteter Eier Furchungsstadien liefern, welche so aussehen, wie wenn man dem normal abgefurchten Ei des gleichen Stadiums ein entsprechendes Stück weggeschnitten hätte. DRIESCH fand diese Vermuthung für die Eier von Echinus bestätigt. Er erhielt aus Bruchstücken Furchungsstadien, welche als animale Hälften oder vegetative Hälften des normalen Typus aufgefasst werden konnten, und in anderen Fällen laterale Hälften oder mehr schräg abgetrennte Theilbilder des normalen Furchungstypus, und Aehnliches war auch an den Ctenophoreneiern zu beobachten. Es scheint aus diesen Versuchen, auf die wir unten noch ausführlicher zurückkommen, hervorzugehen, dass der Furchungstypus durch die Structur des Eiplasmas bestimmt wird. Der Kern und seine Theilung können hierbei nicht das Bestimmende sein. Denn bei diesen Versuchen ist der Kern intact geblieben. Da trotzdem auf Entnahme bestimmter Plasmaparthien Defectfurchung folgte, so ist damit der Beweis erbracht, dass der Furchungstypus in letzter Linie von Zuständen des Eiprotoplasmas abhängig ist. Die Lehre von der differenzirenden Wirksamkeit erbungleicher Kerntheilung wird hierdurch weniger wahrscheinlich. Man müsste denn auch hier — wie dies thatsächlich geschehen ist — die Annahme machen, dass der Kern nach erfolgter Operation auf Halbbildung umgearbeitet wird, eine Annahme, die aber jedenfalls weniger Wahrscheinlichkeit für sich hat.

Ebenso sind gewisse, an sich jedenfalls sehr bedeutungsvolle Ueberlegungen BOVERI's, durch welche er an disperm befruchteten Seeigeleiern nachweisen wollte, dass die Kerne bis zum vierzelligen Stadium jedenfalls gleichwerthige Chromosome enthalten, in ihrem beweisenden Werthe gewissen Anfechtungen ausgesetzt gewesen.

Es entspricht vielleicht dem derzeitigen Stand am besten, zu sagen: Die Lehre von der qualitativ ungleichen Kerntheilung lässt sich derzeit weder exact beweisen noch widerlegen; doch fehlt es nicht an gewissen Hinweisen, durch welche sie unwahrscheinlich gemacht wird.

Litteratur.

Boveri, Th. *Zur Physiologie der Kern- und Zelltheilung. Sitz.-Ber. Physiol.-Med. Gesellsch. Würzburg. 1896.*

Driesch, H. *Analytische Theorie der organischen Entwicklung. Leipzig. 1894.*

Driesch, H. *Betrachtungen über die Organisation des Eis und ihre Genese. Arch. f. Entw.-Mech. 4. Bd. 1897.*

Man vgl. auch dieses Autors Entwicklungsmech. Studien 1—6. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 53. und 55. Bd.

Driesch, H., u. Morgan, T. H. *Zur Analysis der ersten Entwicklungsstadien des Ctenophoreneis. II. Th. Arch. f. Entw.-Mech. 2. Bd. 1896.*

Hertwig, O. *Ueber den Werth der ersten Furchungszellen für die Organbildung des Embryo. Arch. f. Micr. Anat. 42. Bd. 1893.*

Hertwig, O. *Die Zelle und die Gewebe. I. u. II. Th. Jena. 1892 u. 1898. Man vgl. bes II. Theil. 6. Capitel.*

Roux, W. *Ueber die Bedeutung der Kerntheilungsfiguren. Leipzig. 1883. Ges. Abh. II. Bd. No. 17.*

Roux, W. *Ueber die künstliche Hervorbringung halber Embryonen etc. Virchow's Arch. 114. Bd. 1888. Ges. Abh. II. Bd. No. 22.*

Roux, W. *Ueber das entwicklungsmechanische Vermögen jeder der beiden ersten Furchungszellen des Eis. Verh. Anat. Ges. 6. Vers. Wien. 1892. Ges. Abh. II. No. 26.*

Roux, W. *Mosaikarbeit und neuere Entwicklungshypothesen. Anat. Hefte von Merkel-Bonnet. 1893. Ges. Abh. II. Bd. No. 27.*

Weismann, A. *Das Keimplasma, eine Theorie der Vererbung. Jena. 1892.*

Weismann, A. *Die Allmacht der Naturzüchtung. Jena. 1893.*

Weismann, A. *Aeussere Einflüsse als Entwicklungsreize. Jena. 1894.*

Weismann, A. *Neue Gedanken zur Vererbungsfrage. Jena. 1895.*

Weismann, A. *Ueber Germinalselection. Jena. 1896.*

Weismann, A. *Thatsachen und Auslegungen in Bezug auf Regeneration. Anat. Anz. 15. Bd. 1899.*

Man vergl. auch im Folgenden (III. Capitel) die Abschnitte über Furchung unter Pressung und über die Bestimmung der Richtung der ersten Furche (daselbst die Experimente über Bruchstückfurchung genauer).

20. Ueber die Bedeutung der Zelle als dynamisches Centrum für die Entwicklungsvorgänge.

Die Auffassung der Zelle als Elementarorganismus oder selbstständige Lebenseinheit hat dazu geführt, die Processe der Entwicklung als eine Summe cellulärer Vorgänge zu betrachten. Es wird unter diesem Gesichtspunkte die Entwicklungsmechanik zu einer Mechanik der an der Entwicklung betheiligten Zellen. Bei dem Umstande, dass die Zelle die auffälligste microscopisch sichtbare Differenzirung des Keimes darstellt, und dass wir bei unseren Beobachtungen immer auf dies Element verwiesen werden, werden wir eine derartige Auffassungsweise nicht so bald umgehen können. In der That weisen uns zahlreiche Facta der Embryologie darauf hin, in der Zelle einen Herd determinirender Factoren und im Zellmosaik ein Mosaik entwicklungsgeschichtlicher Potenzen zu erblicken. Vielfach sehen wir, dass die erste Anlage einer im ausgebildeten Zustande complicirten Bildung im Embryo in der Gestalt einer einzigen Zelle uns entgegentritt, so dass Wilson z. B. die Furchung der Anneliden als sichtbare Mosaikarbeit bezeichnen konnte.

Der extremen Verfolgung einer derartigen Betrachtungsweise steht aber die Thatsache gegenüber, dass wir uns die Zelle stets in ihren socialen Beziehungen (als Theil des Metazoenorganismus) zu denken haben, und dass die erste Determinirung einer bestimmten Zelle durch ihre Lage im Ganzen und sonach wohl hauptsächlich durch die Beziehungen zu ihren Nachbarzellen bestimmt wird. Es hat daher nicht an Stimmen gefehlt, welche gegen die einseitige Ueberschätzung der Zellenlehre und gegen die Auflösung des Entwicklungsgeschehens in eine Reihe einzelner Acte cellulärer Selbstdifferenzirung Stellung genommen haben. So hat schon Nägeli das

Idioplasma als eine continuirliche, nicht an die Zellgrenzen gebundene Structur betrachtet, und ebenso haben RAUBER, WHITMAN und SEDGWICK, sowie auch SACHS das Mosaik der Zellgrenzen als eine mehr nebensächliche, das Wesentliche der Lebens- und Differenzirungsprocesse wenig tangirende Einrichtung betrachtet. Vor Allem ist nach dieser Richtung der bedeutungsvolle Aufsatz WHITMAN's „The inadequacy of the cell-theory of development" hervorzuheben, in welchem der Satz vertreten wird: „Die gestaltenden Kräfte kümmern sich um keine Zellgrenzen, sondern sie gestalten die Keimmasse ohne Rücksicht auf die Art und Weise ihrer Auftheilung in Zellen." Es rückt bei einer derartigen Betrachtungsweise das Ganze des Organismus, als eine continuirliche Einheit mehr in den Vordergrund, und es wird für die Entwicklungsprocesse eine beständige regulatorische Leitung oder Einwirkung des Ganzen auf seine Theile gefordert. Die Entwicklung verläuft dann ohne Selbstdifferenzirung der einzelnen Elemente, in beständiger Abhängigkeit der Theile vom Ganzen.

Zur Stütze der genannten Auffassung hat man vor Allem jene Beobachtungen herangezogen, durch welche ein continuirlicher plasmatischer Zusammenhang der Zellen unter einander erwiesen wurde, — Beobachtungen, die sich an Zahl immer mehren. Besonderes Gewicht wurde auf die von HAMMAR hervorgehobenen Befunde gelegt, nach denen ein derartiger plasmatischer Zusammenhang schon bei den Blastomeren der ersten Furchungsstadien zu erkennen sei.

Immerhin werden jene Autoren, welche in den Kernsubstanzen den eigentlichen determinirenden Factor der Entwicklung erblicken, nicht umhin können, der Vertheilung der Kernsubstanzen, welche ja durch das Zellmosaik bedingt ist, einen Einfluss auf die Differenzirungsprocesse zuzugestehen.

Nach dem, was wir oben (p. 139) über das Zusammengehen von Selbstdifferenzirung und abhängiger Differenzirung gesagt haben, werden wir in der vorliegenden Frage eine generelle Entscheidung nicht zu geben im Stande sein. Die Zelle, im socialen Verbande des Organismus stehend, muss naturgemäss einer gewissen Beeinflussung der Umgebung unterworfen sein, die in vielen Fällen bis zu einem vollständigen Verluste der Selbstbestimmungsfähigkeit führen mag. Die im Vorhergehenden angeführten Experimente haben uns aber viele Fälle vor Augen geführt, in denen die der einzelnen Zelle inhärirenden Tendenzen mächtig genug sind, um auch nach Abänderung der Entwicklungsbedingungen den einmal eingeschlagenen Weg mit einer gewissen Zähigkeit festzuhalten. In diesen Fällen tritt der Character der Selbstdifferenzirung mehr in den Vordergrund.

Litteratur.

Hammar, J. A. *Ueber eine allgemein vorkommende Protoplasmaverbindung zwischen Blastomeren. Arch. f. Micr. Anat. 49. Bd. 1897.*

Hammar, J. A. *Ist die Verbindung zwischen den Blastomeren wirklich protoplasmatisch und primär? Arch. f. Micr. Anat. 55. Bd. 1900.*

Rauber, A. *Neue Grundlegungen zur Kenntniss der Zelle. Morph. Jahrb. 8. Bd. 1883.*

Sedgwick. *On the inadequacy of the cellular theory of development. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 37. 1895.*

Whitman, O. *The inadequacy of the cell-theory of development. Woods Holl Biol. Lect. 1893.*

III. Capitel.

Ermittlungen der im Innern wirkenden Entwicklungsfactoren.

Wir haben im ersten Capitel den Antheil äusserer Einflüsse an der Entwicklung betrachtet und erkannt, dass dieselben in der Regel für die specifische Ausgestaltung des Embryos von geringer Bedeutung sind und mehr zu den allgemeinen Bedingungen des Systems gehören. Im zweiten Capitel haben wir in der eigenthümlichen Organisation des Eis eine wichtige Ursache für das Specifische der Entwicklung erkannt. Es läge uns nun weiter ob, zu untersuchen, auf welche Weise und durch welche Mittel die Natur aus der im befruchteten Ei gegebenen einfachen Anlage immer complicirtere, typische Gestaltungen hervorruft. Wir werden hierbei auf die inneren Vorgänge des Gestaltungsprocesses verwiesen.

A. Wachsthum.

Die Ontogenie jeder Form stellt sich uns als ein mit Differenzirung verbundener Wachsthumsprocess dar. Wachsthumsvorgänge und Differenzirungsvorgänge sind auf das Innigste mit einander verbunden. Es ist zunächst unsere Aufgabe, die Vorgänge des Wachsthums im Allgemeinen in's Auge zu fassen.

Wir verstehen unter Wachsthum Zunahme an Grösse, also Volumzunahme eines Körpers (Huxley, Davenport). Dieselbe beruht bei den Organismen auf einer Vermehrung der den Körper zusammensetzenden Substanzen. Wir können die Substanzen, aus denen die Organismen bestehen, in drei grosse Gruppen bringen:

1. Protoplasma, welches durch Assimilation erzeugt wird.

2. Organische Substanzen, welche nicht die Zusammensetzung von Protoplasma besitzen, aber durch die Lebensthätigkeit des Protoplasmas erzeugt werden, z. B. Fette, Kohlenhydrate, Intercellularsubstanzen, Cuticulae, Drüsensecrete etc. (Apoplasmatische Structuren Hatschek's.)

Die Entstehung dieser Substanzen ist noch unaufgeklärt. Es liegt die Möglichkeit vor, dass sie durch Umwandlung aus Protoplasma hervorgehen; eine andere Möglichkeit wäre die, dass sie aus aufgenommenen Nahrungssubstanzen direct durch chemische Synthesen

erzeugt werden, bei denen dann das Protoplasma einen gewissen indirecten, leitenden Einfluss übernehmen würde (formative Thätigkeit des Protoplasmas). Sie würden dann als Abscheidungsproducte des Protoplasmas zu bezeichnen sein (vgl. O. HERTWIG, Die Zelle und die Gewebe I p. 123 ff.).

3. Anorganische Substanzen, die in den Körper aufgenommen sind. Hier steht in erster Reihe das Wasser, dann verschiedenartige Salze und andere anorganische Stoffe, unter denen die skeletbildenden anorganischen Materialen für das Wachsthum von Bedeutung erscheinen (Kalksalze, Kieselsäure), schliesslich anorganische Partikel, welche in geformtem Zustande aufgenommen und verwendet werden, wie Sandkörnchen zur Verstärkung des Skeletes etc.

Die Wachsthumsprocesse können auf Vermehrung der Substanzen einer dieser drei Gruppen beruhen. Häufig gehen diese Processe neben einander her. Während die Vermehrung der Substanzen der dritten Gruppe einfach auf Aufspeicherung der von aussen aufgenommenen Stoffe beruht, entstehen die Substanzen der beiden ersten Gruppen durch Assimilation. Wir verstehen unter Assimilation alle jene chemischen Processe, durch welche im lebenden Körper organische Substanz erzeugt wird. Das Wachsthum der organischen Substanz kann nur dann stattfinden, wenn mehr organische Substanz erzeugt wird, als im gegebenen Zeitraum unter Einfluss des Lebensprocesses verbraucht wird. Wachsthum beruht demnach auf „Uebercompensation im Ersatz des Verbrauchten“ (ROUX).

Die Erzeugung von Protoplasma beruht auf vollkommener Selbstassimilation im Sinne ROUX, indem hier neue, specifisch structurirte Theilchen gebildet werden, welche den schon vorhandenen vollkommen gleichen. Dagegen ist die Erzeugung von organischen Substanzen der zweiten Gruppe auf Fremdassimilation zurückzuführen, indem hier die assimilirende Substanz (Assimilans, d. i. das lebende Protoplasma) ein Product (Assimilatum) liefert, welches dem Assimilans mehr oder weniger unähnlich, aber einem schon vorhandenen Dritten gleich ist. Wachsthum, welches auf vollkommener Selbstassimilation beruht, hat ROUX als a c t i v e s W a c h s t h u m bezeichnet, während er als p a s s i v e s W a c h s t h u m jene Processe zusammenfasst, die auf Fremdassimilation (eventuell unvollkommener Selbstassimilation) beruhen.

Alle jene Processe, welche auf Vermehrung der specifisch structurirten organischen Substanz, also auf Assimilation beruhen, fasst ROUX als M a s s e n w a c h s t h u m zusammen. Er stellt ihm das rein d i m e n s i o n a l e W a c h s t h u m entgegen, welches auf Vergrösserung organischer Gebilde ohne Vermehrung der Masse specifisch organischer Substanz zurückzuführen ist. Hierbei bilden sich häufig Räume, welche nicht von organischer Substanz eingenommen sind. So z. B. vergrössert sich die aus dem Ei geschlüpfte Hydrophiluslarve binnen wenigen Minuten auf mehr als das Doppelte des Volumens, welches sie im Ei eingenommen hat, was auf Wasseraufnahme und auf die Füllung des Tracheensystems mit Luft zurückzuführen ist.

Neuere Untersuchungen haben ergeben, dass der Wasseraufnahme eine besondere Bedeutung für das Wachsthum der Thiere zukommt. Es kommt hier hauptsächlich das Wasser in Frage, welches als Zellsaft oder Chylema das lebende Plasma durchtränkt. Wachsthum ist, wie BÜTSCHLI erkannte, zum Theil auf eine Vermehrung des Chylemas

zurückzuführen. Schon LOEB erbrachte experimentell den Nachweis, dass Regeneration und Wachsthum eine Function der in den Zellen enthaltenen Wassermenge ist. Wenn man Hydroidenstöckchen in Seewasser zieht, welches durch Zusatz von Süsswasser verdünnt ist, so wachsen sie rascher. Bringt man sie dagegen in eine concentrirtere Salzlösung, als normales Seewasser, so ist ihr Wachsthum verlangsamt.

Die Verhältnisse scheinen bei Thieren ganz analoge zu sein, wie bei den Pflanzen. Die Pflanzenphysiologen unterscheiden an der wachsenden Spitze eines Triebes (oder einer Wurzel) drei Wachsthumszonen. An der äussersten Spitze findet rasche Zelltheilung, aber langsames Wachsthums statt; hier findet sich hauptsächlich reines Anwachsen des Protoplasmas; weiter unten folgt die Zone stärksten

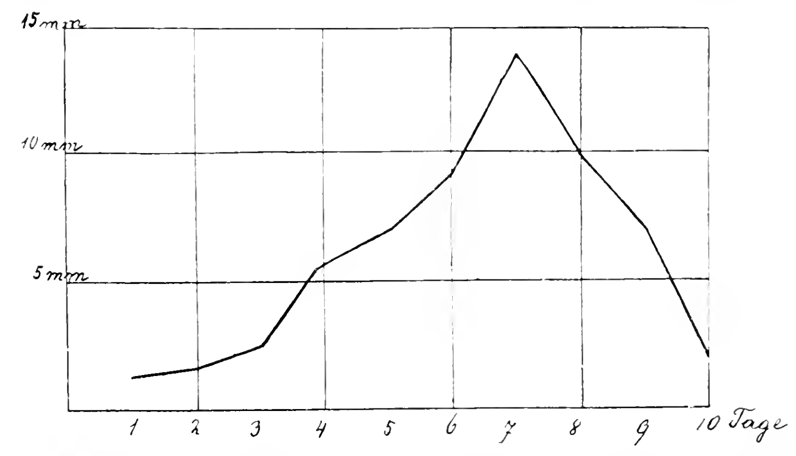


Fig. 67. Curve des täglichen Längenwachsthums einer Querscheibe aus dem Wurzelkeim von Phaseolus, welche ursprünglich einen Millimeter lang und dicht hinter dem Vegetationspunkt gelegen war. Nach rechts sind die Tage, nach oben der Zuwachs in Millimetern eingetragen. Man sieht, dass am 7. Tage das Maximum des Längenwachsthums erreicht wird, indem die Querscheibe in den auf einander folgenden Tagen aus der Zone der Zelltheilung in die maximalen Wachsthums und schliesslich in die der histologischen Differenzirung einrückt. (Nach SACHS, aus DAVENPORT.)

Wachsthums, welches auf Vermehrung des Zellsaftes beruht, während noch weiter unten in der Zone der histologischen Differenzirung hauptsächlich Vermehrung geformter organischer Substanz (die nicht aus Protoplasma besteht) stattfindet. Genauere Analysen haben hierbei eine rasche Zunahme des Wassergehaltes ergeben, bis derselbe in der zweiten Zone sein Maximum erreicht, von wo an derselbe gegen die dritte Zone zu wieder etwas abfällt. (Man vgl. die hierher einschlägigen Curven Fig. 67 und Fig. 68.)

Aehnliche Untersuchungen hat DAVENPORT an Embryonen und Larven von Amphibien angestellt, indem er die Menge des in ihnen enthaltenen nicht chemisch gebundenen Wassers bestimmte (Fig. 69). Er fand einen vollständigen Parallelismus der Wachsthumserscheinungen mit denen der Pflanzen. In der ersten Zeit der Entwicklung ist das Wachsthum verhältnissmässig langsam und der Wassergehalt in entsprechendem allmählichem Ansteigen. Es erfolgt

sodann eine rapide Zunahme des Wassergehaltes unter raschem Wachsen des Körpers und schliesslich in der Periode der histologischen Differenzirung eine mässige Abnahme des Wassergehaltes.

Wir werden sehen, dass die Differenzirungen des Embryos vielfach auf ungleichmässiges Wachsthum zurückzuführen sind. Der Embryo der Amphibien, ursprünglich kugelförmig, streckt sich in die Länge, weil das Wachsthum in der Dimension der Hauptaxe ein grösseres ist als in den übrigen Körperdimensionen. Das Hervorsprossen der Extremitätenstummel, das Knospen der Kiemen ist auf besonders intensives Wachsthum der betreffenden Anlagen zurückzuführen. Wenn nun Wachsthum zu einem beträchtlichen Theile auf Wasseraufnahme beruht, so wird die Frage: Warum wachsen bestimmte Theile des Körpers stärker als andere? sich auf die Frage nach der Ursache der stärkeren Imbibitionsfähigkeit dieser Theile mit Wasser zurückführen lassen.

Im Allgemeinen ist bei den Thieren dem Wachsthum der Individuen eine bestimmte Grenze gesetzt, indem für jede Thierform eine

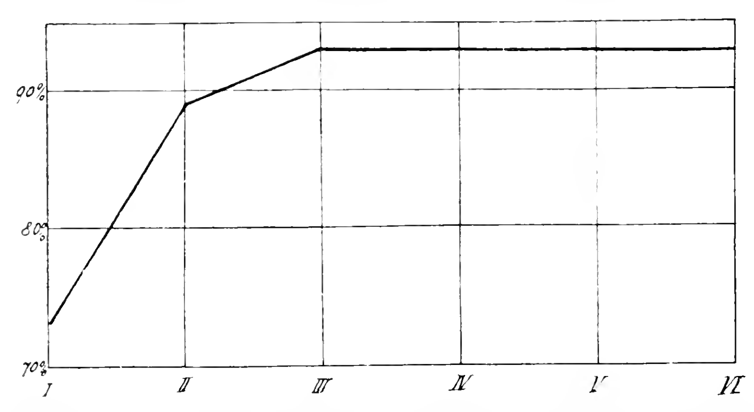


Fig. 68. Curve des percentuellen Wassergehaltes in fünf auf einander folgenden Internodien von Heterocention, von der Spitze an gerechnet (I—V). Von links nach rechts sind die fünf verschiedenen Internodien, von unten nach oben ist ihr Wassergehalt in Percenten eingetragen. (Nach KRAUS, aus DAVENPORT.)

bestimmte Körpergrösse (innerhalb gewisser Schwankungen) festgesetzt ist, welche nicht überschritten wird. Dagegen zeigen stockbildende Formen, wie z. B. Hydroidpolypen, Korallen, Spongien ein nicht scharf begrenztes Wachsthum, indem hier zwar die Grösse der einzelnen Individuen genau normirt ist, aber der Stock als Ganzes die Fähigkeit besitzt, immer neue Stolonen, Aeste und Knospen zu produciren. Solche Formen hat DRIESCH als offene bezeichnet und den ersterwähnten geschlossenen gegenübergestellt. Uns erscheint diese Unterscheidung nicht sehr wesentlich. Von Microstoma, welches sich durch Quertheilung vermehrt, von Hydra und Loxosoma, deren Knospen sich von dem Mutterthiere loslösen (Formen, die nach DRIESCH zu den geschlossenen gerechnet werden müssen) unterscheiden sich die offenen Formen nur durch das Erhaltenbleiben der körperlichen Vereinigung der entstandenen Individuen.

Wir haben noch die Grösse oder Intensität des Wachsthums und

die Wachsthumsrichtung in's Auge zu fassen. Nach dieser Hinsicht sind zwei Fälle zu unterscheiden:

1. Die Vergrösserung eines wachsenden Gebildes geht nach allen Richtungen gleichmässig vor sich. Es wird hierdurch ein Product erzeugt, welches ein vergrössertes, aber im geometrischen Sinne ähnliches Abbild der Ausgangform darstellt (Aehnlichkeitswachsthum von Roux und Driesch).

2. Die Vergrösserung eines wachsenden Gebildes geht nach einer Richtung stärker als nach den übrigen Dimensionen vor sich. Durch derartiges ungleichmässiges Wachsthum wird die Gestalt der Bildung wesentlich verändert. Wir sprechen dann z. B. von Längenwachsthum, Dickenwachsthum etc. Wir werden im nächsten Abschnitte sehen,

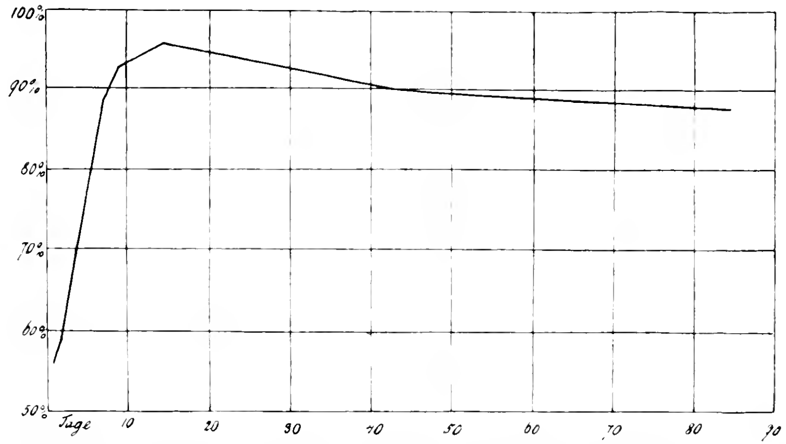


Fig. 69. Curve des percentuellen Wassergehaltes in Froschlarven, vom 1. bis zum 84. Tage nach dem Ausschlüpfen. Von links nach rechts sind die Tage, von unten nach oben die Percente des Wassergehaltes eingetragen. (Nach Davenport.)

dass derartige Wachsthumsdifferenzen für die Differenzirung der Körpergestalt von grösster Bedeutung sind.

Bezüglich der Ursachen, welche die Wachsthumsrichtung bestimmen, haben wir drei Fälle zu unterscheiden:

1. Die Wachsthumsrichtung ist rein passiv, durch ausserhalb des wachsenden Gebildes gelegene Kräfte bestimmt, wie dies beispielsweise bei den Aesten eines Spalierbäumchens der Fall ist, welche in abnormer Lage an die Latten eines Spaliergerüstes angebunden sind. Hierher gehört u. A. die Dehnung von Epithelien durch das Aufquellen einer von diesen Epithelien umschlossenen Gallerte (Dehnungswachsen von Driesch).

2. Die Wachsthumsrichtung wird ausschliesslich durch die innere Disposition des wachsenden Gebildes bestimmt.

3. Die Wachsthumsrichtung wird durch einen von aussen auf das wachsende Organ ausgeübten Reiz ausgelöst (inducirt). Je nach der Natur des Reizes bezeichnen wir diese Erscheinung als Heliotropismus, Geotropismus, Chemotropismus, Thermotropismus, Galvanotropismus, Rheotropismus und Thigmotropismus, wenn Lichteinwirkung, Schwerkraft, chemische Reize, Wärme, galvanische Ströme, Wasser-

strömungen oder Contact fester Körper die Wachsthumsrichtung beeinflusst.

Während von Seiten der Pflanzenphysiologen zahlreiche Beobachtungen über die Beeinflussung der Wachsthumsrichtung durch äussere Reize angestellt wurden, liegen für Thiere bisher nur einzelne Befunde vor, welche LOEB und DRIESCH an Hydroidpolypen gemacht haben. So wies DRIESCH an Sertularia polygonias L. die Erscheinung des Heliotropismus nach, und zwar verhalten sich hier die Stolonen erster Ordnung negativ heliotropisch, während die von diesen gesprossten Stolonen zweiter Ordnung positiv heliotropisch erscheinen. Dieser positive Heliotropismus der Stolonen zweiter Ordnung wandelt sich jedoch in einen negativen um, wenn an einem Stolo zweiter Ordnung ein Tochterstolo dritter Ordnung erzeugt wird.

Geotropismus wurde von LOEB an Antennularia antennina beobachtet, wo sich der Hauptstamm negativ, die Stolonen dagegen positiv geotropisch erwiesen. Nach DRIESCH sind die Stolonen erster Ordnung einer unbenannten Sertularella-Art in Bezug auf Licht und Schwerkraft richtungslos, während die an diesen gesprossten Tochterstolonen (Stolonen zweiter Ordnung) deutlich negativ geotropisch sind. „Durch wiederholtes Umlegen des Stockes können die Stolonen zu Wendungen veranlasst werden, die sich, da stets nur ein kleiner Bezirk wächst und nur dieser geotropisch ist, dauernd fixiren.“

Ferner wird nach LOEB die Wachsthumsrichtung der Stolonen von Hydroidpolypen durch die Berührung mit festen Körpern beeinflusst (Thigmotropismus), indem sie stets dem Körper dicht angeschmiegt bleiben. Nach neueren Untersuchungen reagirt auch Campanularia in besonderer Weise auf den Berührungsreiz, indem an abgeschnittenen Aestchen alle Hydranthen, welche das Uhrglas berühren, einer Rückbildung unterliegen, wogegen aus dem Schnittende ein neuer Stolo hervorgetrieben wird.

Es wird von HERBST, welcher eine werthvolle Zusammenstellung der hierhergehörigen Beobachtungen auf pflanzlichem und thierischem Gebiete geliefert hat, mit Recht vermuthet, dass derartige Richtungsreize für das Wachsthum vieler Bildungen in der Ontogenese von grosser Bedeutung sind. Vor Allem dürfte dem Chemotropismus ein grosser Einfluss zuzuschreiben sein. HERBST vermuthet z. B., dass das Auswachsen der Nerven in der Richtung auf ihr peripheres Endorgan durch einen auf das wachsende Nervenende ausgeübten Richtungsreiz gesichert werde. Aehnliche Wirkungsweisen sind vielleicht auch bei dem Wachsthum der Blutgefässe (Capillaren) und in anderen Fällen in Thätigkeit. (Vgl. diesbezüglich die Ausführungen von HERBST.)

Litteratur.

Davenport, C. B. *The Rôle of Water in Growth. Proceed. Boston Soc. Nat. Hist. Vol. 28. 1897.*

Driesch, H. *Analytische Theorie der Entwicklung. Leipzig. 1894.*

Driesch, H. *Heliotropismus bei Hydroidpolypen. Zool. Jahrbücher. Syst. Abth. 5. Bd. 1890.*

Driesch, H. *Kritische Erörterungen. II. Zur Heteromorphose der Hydroidpolypen. Biol. Centralblatt. 12. Bd. 1892.*

Herbst, C. *Ueber die Bedeutung der Reizphysiologie für die causale Auffassung von Vorgängen in der thierischen Ontogenese. Biol. Centralblatt. 14. Bd. 1894.*

Loeb, J. *Der Heliotropismus der Thiere. Würzburg. 1890.*

Loeb, J. *Weitere Untersuchungen über den Heliotropismus bei Thieren. Pflüger's Arch. 47. Bd.*

Loeb, J. *Ueber Geotropismus bei Thieren. Pflüger's Arch. 49. Bd.*

Loeb, J. *Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Thiere. I. und II. Würzburg. 1891 und 1892.*

Loeb, J. *On the transformation and regeneration of organs. Amer. Journ. Physiol. Vol. 4. 1900.*

Roux, W. *Ziele und Wege der Entwicklungsmechanik, in: Merkel-Bonnet. Ergebnisse der Anat. und Entwicklungsgesch. Bd. II. 1892. Ges. Abhandl. II. Bd. No. 15.*

Roux, W. *Der züchtende Kampf der Theile oder die Theilauslese im Organismus. Leipzig. 1881. Ges Abh. I. Bd. No. 4.*

B. Die Ontogenie, eine Reihe von Einzelvorgängen.

Ueberblicken wir die Ontogenie einer bestimmten Form, so erkennen wir, dass dieselbe aus einzelnen Processen zusammengesetzt ist, welche in einer regelmässigen Aufeinanderfolge sich abspielen. So folgt zum Beispiel auf die Furchung des Echinideneis und auf die Ausbildung des Blastulastadiums die Mesenchymbildung am vegetativen Pole, hierauf die Ausbildung der Gastrulaeinstülpung an demselben Pole, nach derselben treten am Darm die Ausbildung der drei Abschnitte (Vorder-, Mittel und Enddarm) und das Hervorsprossen der Coelomsäcke zu Tage, während am Ectoderm die Ausbildung der Wimperschnur und des Mundes, im Mesoderm die der Kalkstäbchen bemerkbar wird etc.

Wir können sonach das Entwicklungsgeschehen in eine Anzahl von Einzelprocessen zerlegen, welche in einer bestimmten Reihenfolge angeordnet erscheinen. Diese Reihenfolge wird von Driesch als Entwicklungsrhythmus bezeichnet.

Es wird zunächst unsere Aufgabe sein, eine Uebersicht der bei der Ontogenie der Thiere zu beobachtenden morphogenetischen Processe zu geben und zu versuchen, dieselben auf allgemeinere Elementarvorgänge des Zellenlebens zurückzuführen, worauf wir der Frage nach den speciellen Ursachen dieser Processe näher zu treten hätten.

Litteratur.

Driesch, H. *Analytische Theorie der Entwicklung. Leipzig. 1894.*

C. Uebersicht der Entwicklungsvorgänge.

O. Hertwig stellt in dem Kapitel „Allgemeine Besprechung der Entwicklungsprincipien“ zwei Grundvorgänge aller Entwicklung auf: 1. Ungleichmässiges Wachsthum, wodurch Falten (Einstülpungen oder Ausstülpungen) gebildet werden, welche mit ihren Rändern verschmelzen können und 2. Histologische Differenzirung. In ähnlicher Weise hat auch Minot in seinem Kapitel „Differentiation“ (Human Embryology) diese beiden Vorgänge als die Grundvorgänge der Ontogenie bezeichnet. Verschiedenes Einschlägige hat auch His behandelt. Neuerdings wurde von Davenport ein vorläufiger Catalog der Entwicklungsvorgänge aufzustellen versucht. Wir schliessen uns in der folgenden Aufstellung an Davenport an.

Die Embryonen und Entwicklungsstadien der Thiere sind zusammengesetzt:

1. Aus zelligen Bestandtheilen, worunter sowohl einkernige, als mehrkernige, individualisirte Protoplasmamassen verstanden werden.

2. Aus nicht-zelligen Bestandtheilen. Dieselben sind zum Theil Abscheidungsproducte von Zellen, als: Intercellularsubstanzen, Cuticulae, Skeletbildungen, Flüssigkeiten, Gase (in der Luftflasche der Siphonophoren). Zum Theil sind es direct von aussen aufgenommene Stoffe, als Luft (in den Tracheen) oder Wasser etc.

Die zelligen Bestandtheile lassen verschiedenartige Anordnung erkennen:

1. Die mesenchymatische Anordnung. Die Zellen liegen von einander getrennt in einer Grundsubstanz und hängen unter einander gar nicht oder nur durch feinere Ausläufer zusammen. Sie haben meist amoeboide Beschaffenheit und werden häufig als Wanderzellen bezeichnet. Wir werden hierher auch jene seltenen Fälle einreihen dürfen, in denen isolirte Wanderzellen frei auf der Körperoberfläche oder anderswo gefunden werden, wie dies z. B. bei dem Transport der Knospen der Dolioliden der Fall ist.

2. Die lineare oder reihenförmige Anordnung. Eine streng reihenförmige Anordnung finden wir selten, z. B. in den Tentakelaxen der Hydroiden oder an den von Teloblasten erzeugten Zellen im Keimstreif der Anneliden. Wir werden hier aber auch jene Fälle anschliessen dürfen, in denen durch Anordnung von Zellen Stränge, Fasern oder feine Röhrchen gebildet werden.

3. Die flächenartige oder epitheliale Anordnung.

4. Die massige Anordnung.

Wir werden die Veränderungen, welche in jeder einzelnen Gruppe für die Ontogenie von Bedeutung sind, geordnet aufzuzählen haben.

A. Veränderungen bei mesenchymatischer Anordnung.

a) Das Wandern der Mesenchymzellen. Die Ortsveränderung, deren die Mesenchymzellen vermöge ihrer amoeboiden Beschaffenheit fähig sind, ermöglicht eine den Zwecken der Entwicklung entsprechende Vertheilung der Mesenchymzellen im Körper und ist von grösster Bedeutung für die Ontogenese. Davenport unterscheidet das Wandern getrennter Mesenchymzellen von dem Wandern zellähnlicher, kernhaltiger Protoplasmaknoten in einem continuirlichen protoplasmatischen Netze, wie letzteres z. B. bei dem Wandern der sog. Furchungszellen und Dotterzellen im Dotter centrolecithaler Eier der Arthropoden vorkommt (vgl. Fig. 70).

Nach der Richtung und dem Ziele der Ortsveränderung resp. nach dem mit dieser Wanderung verbundenen Zwecke unterscheidet Davenport:

1. Das Einwandern von Zellen in's Mesenchym. Es ist ein häufiges Vorkomniss, dass Zellen, welche einer anderen Formation (z. B. Epithel) entstammen, in das Mesenchym einwandern und auf diese Weise die Zahl vorhandener Mesenchymzellen vermehren. Derartige Einwanderung ist ja eine der häufigsten Quellen für die Bildung des Mesenchyms.

2. Wanderung durch freie, sei es mit Gallerte oder mit Flüssigkeit erfüllte Räume, durch welche eine bestimmte Vertheilung der Zellen bewirkt wird.

3. Dichte Aneinanderlagerung von Mesenchymzellen zur Bildung von Zellcomplexen. Letztere können dann wieder der lineären, flächenhaften oder massigen Formation angehören.

4. Anlagerung von Mesenchymzellen an Complexe einer fremden Formation, z. B. an Epithel, an Skeletbildungen etc.

5. Umhüllung von Körperbestandtheilen mit Mesenchymzellen und Eindringen von Mesenchymzellen in Zwischenräume von Körpertheilen, z. B. das Einwandern von amoeboiden Zellen in Intercellularlücken des Epithels.

6. Transport durch Mesenchymzellen. Mesenchymzellen befestigen sich an einen beweglichen Körperbestandtheil und nehmen denselben bei ihrer Wanderung mit sich. Dieser Fall soll bei dem Wandern

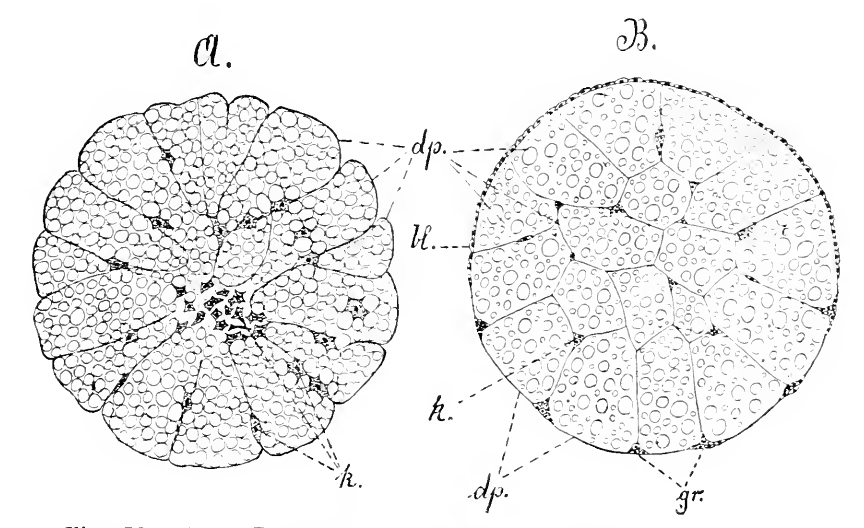


Fig. 70. *A* und *B* Schnitte durch Eier von Geophilus ferrugineus im Stadium der Blastodermbildung. (Nach SOGRAFF.)
bl Blastoderm, *dp* Dotterpyramiden, *gr* Gruppen von Blastodermzellen an der späteren Dorsalseite, *k* Kerne mit umgebendem Plasmahof.

der Knospen von Doliolum auf der Körperoberfläche der Ammenform realisirt sein, indem die an dem Ventralstolo erzeugten Knospen durch besondere amoeboide Transportzellen nach dem Dorsalstolo übertragen werden.

b) Bildung von Intercellularsubstanz durch Ausscheidung von Seiten der Mesenchymzellen. Abgesehen von gleichförmiger Intercellularsubstanz, deren Bildung zum Theil auf die Thätigkeit von Mesenchymzellen zurückzuführen ist, können dieselben in gewissen Fällen auch besonders geformte Körperbestandtheile produciren, wie dies bei der Bildung von gewissen Skelettheilen der Fall ist.

c) Aufnahme von Körperbestandtheilen in's Innere von Mesenchymzellen zum Zwecke der Resorption. Vielfach haben Mesenchymzellen die Fähigkeit, Fremdkörper nach Art der Amoeben in ihr Zellplasma aufzunehmen und dieselben zu verdauen (Intracelluläre Verdauung, Phagocytose). Diese Fähigkeit kommt in

gewissen Fällen, in denen Bestandtheile des embryonalen Körpers zersetzt und durch Resorption dem Körper in anderer Form verwendbar gemacht werden sollen, zur Anwendung. Sie spielt besonders bei der inneren Umwandlung der Organe in der Puppe der Insecten eine bedeutende Rolle.

B. Veränderungen bei linearer Anordnung.

Bei strangförmigen und ähnlichen Bildungen haben wir zunächst Processe zu unterscheiden, welche sich leicht auf Wachsthumsveränderungen zurückführen lassen, wie Verlängerung der Stränge oder zunehmende Dicke derselben etc. Wichtiger sind Veränderungen, welche die Richtung der Stränge und ihre Beziehungen zu anderen Körpertheilen betreffen. Man kann hier mit Davenport unterscheiden:

a) Das Hinwenden der Stränge zu einem Objekt oder das Abwenden derselben zu einem solchen (tropische Processe). Derartige Vorgänge, welche von den Pflanzenphysiologen vielfach für Ranken, Stammtheile, Wurzeln der Pflanzen als Reaction auf einen äusseren Reiz erkannt wurden, dürften auch in der Ontogenie der Thiere eine wichtige Rolle spielen. Bekannt ist eine derartige Reaction auf äussere Reize von den Stolonen und Köpfchen der Hydroiden. Herbst hat das Auswachsen der Nerven nach bestimmter Richtung auf dieses Princip zurückgeführt (vgl. p. 166). Weitere Beispiele aus dem Thierreiche führen Herbst und Davenport an.

b) Die Längsspaltung von Strängen und zwar entweder in ihrem ganzen Verlaufe oder nur an einem Ende.

c) Anastomosenbildung von Strängen.

d) Die Vereinigung (Anlagerung und Verwachsung) von Strängen mit anderen Organen.

C. Veränderungen bei flächenartiger oder epithelialer Anordnung.

Bei dem Umstande, dass die ersten Entwicklungsformen vieler Thiere ausschliesslich oder doch der Hauptsache nach aus Epithelien bestehen, haben die Differenzirungsprocesse an Epithelien von jeher im Vordergrund des Interesses gestanden. Wir können folgende als von besonderer Bedeutung für die Ontogenese hervorheben:

a) Ungleichmässigkeiten im Dickenwachsthum von Epithelschichten.

Wir können hier unterscheiden:

1. Die Bildung von localen Verdickungen (Fig. 71). Das Dickenwachsthum einer Zellanlage kann entweder darauf beruhen, dass die Zellen eines bestimmten Territoriums einfach höher werden (Fig. 71 *B*), oder darauf, dass sie sich gegen einander verschieben, so dass sie sich dann im Bereiche der verdickten Parthie in mehrfachen Schichten anordnen. Die Figg. 71 *A—D* zeigen auf einander folgende Stadien dieses letzteren Processes.

2. Die Bildung von localen Verdünnungen, welche meist mit einem Flacherwerden der Zellen verbunden ist.

b) Continuitätstrennungen im Bereiche einer Epithelsschicht. Wir können hier

1. den Fall unterscheiden, dass die Continiutätstrennung

senkrecht auf die Fläche der Epithelschicht stattfindet. Derartige Continuitätstrennungen können im Gefolge einer excessiven localen Verdünnung der Epithelschicht auftreten (Fig. 72 *A—C*). Finden sie bloss an einer bestimmten Stelle statt, so entsteht in der Regel ein kreisförmiges Loch. Wenn dagegen die Continuitätstrennung mehr lineare Ausdehnung aufweist, so führt sie zur Bildung eines Risses oder einer Spalte im Epithel. Oder

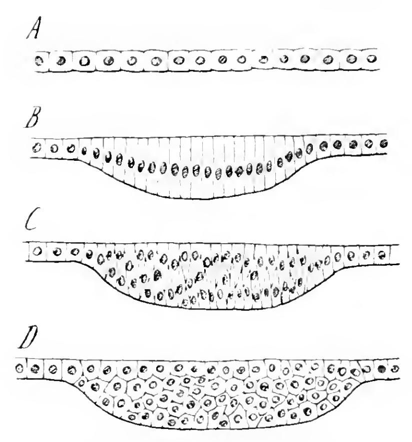


Fig. 71. *A—D* Vier Stadien in der Ausbildung einer mehrschichtigen epithelialen Verdickung. Schematisch.

2. den Fall, das die Continuitätstrennung parallel zur Fläche der Zellschicht stattfindet. Das kann nur dann vorkommen, wenn die Zellschicht durch Dickenwachsthum vorher mehrschichtig geworden ist. Es kann sich dann eine oberflächliche Zellenlage von einer darunterliegenden abspalten (Fig. 73 *A—C*). Wir bezeichnen diesen Vorgang als Delamination. Als Beispiel sei die Abstossung oberflächlicher Epidermisschichten bei der Häutung der Reptilien erwähnt.

Veränderungen in der relativen Lage der Zellen. Hier sind vor Allem hervorzuheben:

1. Verschiebungen von Zellen oder Zellcomplexen in der Fläche der Zellschicht. Wir wollen diesen Vorgang an

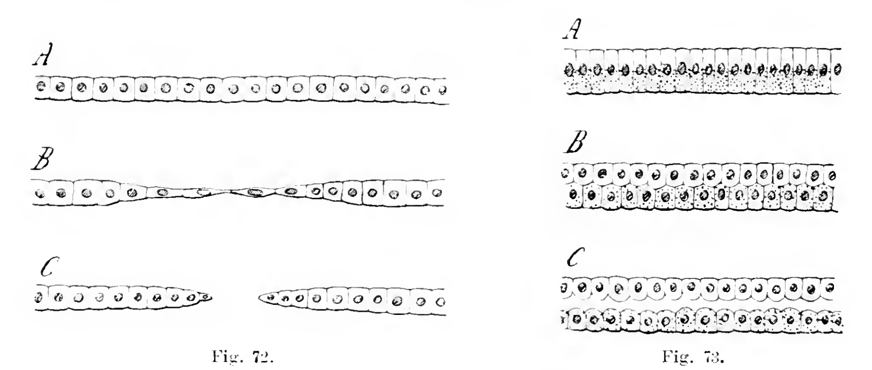


Fig. 72. *A—C* Drei Stadien in der Ausbildung einer Continuitätstrennung, senkrecht auf die Fläche einer Epithelschicht. Schematisch.

Fig. 73. *A—C* Drei Stadien in der Ausbildung einer Continuitätstrennung, parallel zur Fläche einer Epithelschicht. (Delamination.) Schematisch.

einem gedachten, schematischen Falle erläutern. Fig. 74 *A* sei die Oberflächenansicht einer Zellschicht, in deren Bereiche eine Reihe von Zellen (durch Strichelung hervorgehoben) sich durch bestimmte Merkmale auszeichnet. Durch ungleichmässiges Wachsthum im Bereiche der Fläche findet ein locales Andrängen von der linken Seite

her statt, so dass die Zellreihe in einem späteren Stadium (Fig. 74 *B*) eine gekrümmte Anordnung zeigt.

2. Verschiebungen von Zellen oder Zellcomplexen aus der Fläche der Schicht heraus, also unter Aenderung des Krümmungsradius der Schicht. Es ist ein ausserordentlich verbreiteter Vorgang, dass im Bereiche einer localen Parthie einer Zellenlage derartig intensives Zellwachsthum (unter Zellvermehrung) stattfindet, dass die neugebildeten Zellen in der gegebenen, von den weniger stark wachsenden Epithelbezirken umgrenzten Fläche nicht mehr Platz finden (Fig. 75 *A—C*). Die Folge hiervon ist dann ein Vorwölben der stärker wachsenden Parthie über die Fläche der Schicht. Es werden also auf diese Weise Krümmungsdifferenzen im Bereiche von Epithelschichten geschaffen. Mit Rücksicht auf die Wachsthumsrichtung des stärker gekrümmten Theiles sprechen wir von Ausstülpungen, wenn derselbe sich über die Oberfläche der ursprünglichen Lage erhebt und von Einstülpungen, wenn er unter dieselbe einsinkt. Je nach ihrer Gestalt werden derartige locale Erhebungen als Hügel, Kegel oder — wenn sie longitudinal verlaufen — als Falten bezeichnet. Die Einsenkungen unterscheidet man als Grübchen, Taschen, Furchen oder Rinnen etc. Es sei übrigens erwähnt, dass die Mechanik dieser als „Faltenbildung“ zusammenzufassenden Processe eine sehr verschiedene sein kann, indem z. B. eine Einsenkung auch ganz passiv durch Druck oder Zug oder durch osmotische Differenzen zu Stande kommen kann.

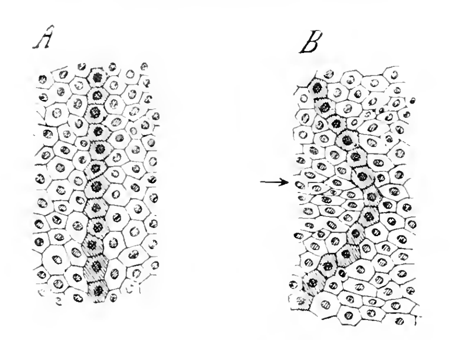


Fig. 74. Schematische Darstellung der Verschiebung einer Zellreihe in der Fläche der Zellschicht.

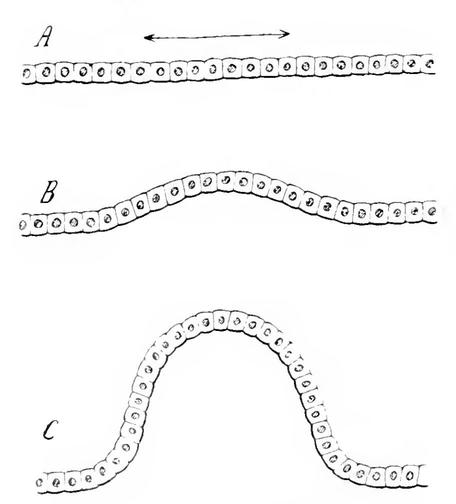


Fig. 75. *A—C* Drei Stadien der Ausbildung einer Ausstülpung. (Verschiebung von Zellen aus der Fläche der Schicht heraus.) Schematisch.

Davenport führt an einigen Beispielen aus, wie durch die sub a—c angeführten Processe die Körperform einfach gestalteter Embryonen verändert werden kann. So kann z. B. ein kugeliger Embryo (eine Blastula) durch Vorwölben beider Pole einer Axe (der Hauptaxe) in die Form eines Rotationsellipsoides übergeführt werden. Durch ungleichartige Wachsthumsvorgänge an den beiden Polen der Hauptaxe entsteht aus der Kugelgestalt eine ovoide oder keulenförmige Grundform. Schliesslich können sich die Wachsthumsdifferenzen auf meridionale Zonen

ausdehnen, wodurch im gegebenen Falle z. B. melonenförmige Gestalten erzeugt werden könnten etc. Aehnliche Umformungen wird man an der Grundform eines Cylinders in Gedanken vornehmen können u. s. f.

d) Aneinanderlagerung und Verwachsung zweier Zellplatten. Dieselbe kann stattfinden:

1. Senkrecht zur Oberfläche der Zellplatten (Fig. 76). In diesem Falle nähern sich die beiden Zellplatten mit freien Rändern bis zur Berührung, worauf an der Berührungsstelle vollkommene Verwachsung stattfindet.

2. Parallel zur Oberfläche der Zellplatten (Fig. 77). Zwei Zelllagen fügen sich mit ihren Flächen aneinander, um sodann im Bereiche der Berührungsstelle eine innige Verwachsung einzugehen.

Einige schematische Beispiele mögen darthun, wie die angeführten Processe in der Ontogenie vielfach in Combination treten.

1. Fig. 78 stellt die Bildung des Vorderdarms, wie sie bei vielen Thierformen sich findet, dar. Es ist nur die vordere Körperhälfte gezeichnet.

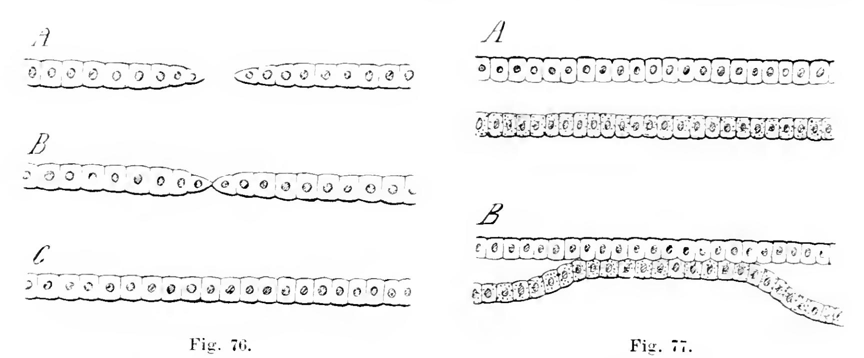


Fig. 76. Fig. 77.

Fig. 76. Verwachsung zweier Zellplatten mit ihren Rändern. Schematisch.
Fig. 77. Verwachsung zweier Zellplatten mit ihrer Fläche.

Der Mitteldarm (*md*) stellt einen geschlossenen Sack dar. In Fig. 78 *A* entsteht der Vorderdarm (*vd*) durch Einstülpung des Ectoderms (*ec*). In Fig. 78 *B* hat sich die Vorderdarmeinstülpung an die Wand des Mitteldarms dicht angelegt und ist mit demselben eine Verwachsung eingegangen. Im dritten Stadium (Fig. 78 *C*) ist im Bereiche dieser Verwachsungsstelle eine Continuitätstrennung aufgetreten und die Ränder des Loches im Grunde des Vorderdarms erscheinen mit den entsprechenden des Mitteldarms verwachsen. Ganz analog sind die Vorgänge bei dem Durchbruch der Kiemenspalten der Wirbelthiere u. A.

2. Die Bildung des Medullarrohrs der Vertebraten in schematischen Querschnitten dargestellt. Fig. 79 *A*, im Bereiche des Ectoderms hat sich eine den Rücken der Länge nach einnehmende streifenförmige Verdickung, die Medullarplatte, gebildet, welche im Querschnitt getroffen ist. Fig. 79 *B*, die Medullarplatte senkt sich zur Bildung der Medullarrinne in die Tiefe, während sich an ihren Rändern die Medullarfalten erheben. Fig. 79 *C*, die Medullarfalten nähern sich mit ihren Rändern, während die Einstülpung der Medullarrinne immer tiefer wird. Es wird auf diese Weise ein (hier querdurchschnitten dargestelltes) Rohr, das Medullarrohr, gebildet. Fig. 79 *D*, die Ränder der Medullarfalten haben

sich bis zur Verwachsung genähert. Fig. 79 *E*, das vollständig geschlossene Medullarrohr ist im Begriffe, sich von der oberflächlichen Epithellage zu entfernen. Wir haben hier ein Beispiel für das Auseinanderrücken von Epithelschichten.

3. Die Bildung des Medullarrohres bei Amphioxus, im schematischen Querschnitte. Fig. 80 *A* stellt den Querschnitt des als Epithelverdickung auftretenden Neural-(Medullar-)Streifens dar. Fig. 80 *B*: Der Neuralstreifen hat sich an seinen beiden Rändern von dem übrigen ectodermalen Epithel getrennt (Continuitätstrennung) und ist etwas in die Tiefe gesunken. Fig. 80 *C*, die Ectodermränder nähern sich bis zur Berüh-

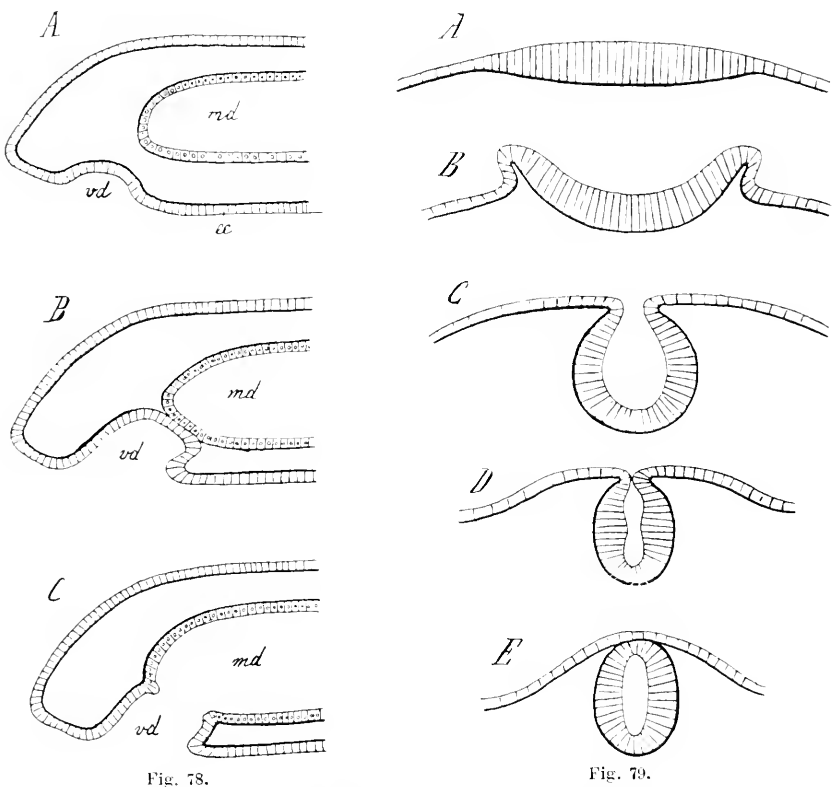


Fig. 78. Schema der Bildung des Vorderdarms bei vielen Thierformen (im Medianschnitt). *ec* Ectoderm, *md* Mitteldarm, *vd* Vorderdarm.

Fig. 79. *A—E* Schematische Querschnitte durch fünf Stadien der Bildung des Medullarrohrs bei Vertebraten.

rung, die Medullarplatte bildet durch Einkrümmung eine Rinne. Fig. 80 *D*, Verwachsung im Bereiche des Ectoderms und Bildung des Medullarrohres durch Annäherung der freien Ränder der Medullarplatte, welche schliesslich mit einander verwachsen.

D. Veränderungen bei massiger oder parenchymatöser Anordnung.

Wir verstehen hierunter jene verhältnissmässig selten zu findende Formation, bei welcher Zellen nach allen Richtungen in dichter An-

einanderlagerung sich vereinigt finden. An derartigen massigen Complexen können Veränderungen stattfinden:

a) in Bezug auf die äussere Gestalt. Derartige Veränderungen erklären sich vielfach als Wirkungen ungleichmässigen Wachsthums in ähnlicher Weise, wie wir dies oben für Hohlgebilde epithelialer Natur ausgeführt haben. Wir haben hierher zu rechnen die Streckung nach der Richtung einer bestimmten Axe etc.:

b) in Bezug auf die innere Gestalt oder Structur. Es kann eine Umgruppirung oder Umlagerung der Zellen oder ihrer Kerne innerhalb der Masse stattfinden, wodurch schliesslich auch die äussere Form verändert werden kann. Es können die Zellen unter Bildung von Intercellularsubstanz oder durch Quellungserscheinungen aus einander rücken, wodurch die Masse dem Character eines Mesenchyms genähert wird, und es können schliesslich im Inneren der Massen grössere oder kleinere Hohlräume auftreten, wodurch auch im Einzelnen die Gesammtfiguration beeinflusst wird;

Fig. 80. *A—E* Schematische Querschnitte durch vier Stadien der Bildung des Medullarrohres bei Amphioxus.

c) in Bezug auf die Zahl. Getrennte Massen können sich vereinigen. Andererseits können die Massen durch Abschnürung oder Abspaltung der Zahl nach vermehrt werden.

Litteratur.

Davenport, C. B. *Studies in Morphogenesis. IV. A preliminary Catalogue of the Processes concerned in Ontogeny. Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll. 27. Bd. 1895.*

Herbst, C. *Ueber die Bedeutung der Reizphysiologie für die causale Auffassung von Vorgängen in der thierischen Ontogenese. Biol. Centralbl. 14. Bd. 1894.*

Hertwig, O. *Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte.*

His, W. *Ueber mechanische Grundvorgänge thierischer Formbildung. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1894.*

Minot, Ch. Sedgw. *(Human Embryology) Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen. Leipzig. 1894.*

D. Die cellulären morphogenen Elementarvorgänge.

Die sämmtlichen in der obenstehenden Uebersicht erwähnten Processe lassen sich in zwei Componenten zerlegen:

1. In gewisse Thätigkeiten der lebenden Zellen, also in Functionen des lebenden Protoplasmas. Wir bezeichnen jene Functionen der Zellen, welche für die Erzeugung neuer Gestaltung, also für die Ontogenie, von Wichtigkeit sind, als cellulare morphogene Elementarvorgänge.

2. Physicalische Componenten in der Form von Widerständen,

Druck, Zug, also allgemein gesprochen als Massenwirkungen, osmotische, Capillaritätswirkungen etc.

Als celluläre, morphogene Elementarvorgänge lassen sich folgende 6 aufführen:

1. Veränderung der Zahl der Elemente.
2. Veränderung der Grösse der Elemente.
3. Veränderung der Form der Elemente.
4. Veränderung der Lage der Elemente.
5. Veränderung der Verbindungsweise der Elemente untereinander durch Ausscheidung von Kittsubstanzen, Intercellularsubstanzen etc.
6. Veränderung der Structur derselben.

Diese Einteilung schliesst sich im Allgemeinen an Rauber und Driesch an, welche folgende vier Elementarvorgänge unterscheiden:

Driesch:	Rauber:
1. Zellvermehrung	numerisches Wachsthum
2. Zellvergrösserung	trophisches Wachsthum
3. Zellwanderung	fugitives Wachsthum
4. Zelldifferenzirung	differentielles Wachsthum.

Aehnliche Aufstellungen wurden von Herlitzka und Roux gegeben.

Litteratur.

Driesch, H. *Analytische Theorie der Entwicklung. Leipzig. 1894.*

Herlitzka, A. *Ricerche sulla differenziazione cellulare nello sviluppo embrionale. Arch. f. Entw.-Mech. 6. Bd. 1898.*

Rauber, A. *Formbildung und Formstörung in der Entwicklung von Wirbelthieren. Leipzig. 1880.*

Roux, W. *Für unser Programm und seine Verwirklichung. Arch. f. Entw.-Mech. 5. Bd. 1897.*

I. Veränderung der Zahl der Elemente.

Die Zahl der Elemente einer ins Auge gefassten Parthie des Embryos kann während der einzelnen Entwicklungsprocesse entweder eine Vermehrung oder eine Verminderung erfahren. Die Zellvermehrung geht meist nach dem bekannten Schema der auf mitotische Kerntheilung früher oder später folgenden Theilung des Zelleibes vor sich. Eine Verminderung der Zahl der Elemente kann durch Zerfall oder Resorption einzelner Elemente erzielt werden, ein Vorgang, der bei der Rückbildung provisorischer Organe vielfach in Wirksamkeit tritt, ferner durch Auswandern einzelner Elemente, und schliesslich kann auch Zellenverschmelzung zur Reduction der Zahl der Elemente führen, wie z. B. bei der Conjugation.

Weitaus die grösste Bedeutung für die Entwicklung kommt aber der Zelltheilung als Mittel zur Vermehrung der Zahl der Elemente zu. Die gesammte Ontogenie erscheint uns ja als Wachsthum des Körpers unter fortschreitender Vermehrung der Zahl der Zellen und gleichzeitiger Umbildung derselben nach verschiedenen Richtungen. Durch die Zelltheilung wird zunächst das in Elemente gesonderte Material für den Aufbau organischer Gebilde geliefert.

Man kann häufig beobachten, dass in der Ontogenie vieler Formen Perioden intensiver Vermehrung der Zellen mit solchen abwechseln,

in denen die Processe der Zelltheilung zum Stillstande gekommen sind. Häufig werden gerade jene Pausen der Zellvermehrung zu weiteren Umgestaltungen, also zur Umarbeitung des erzeugten Materials durch Umformung der Zellen oder andere morphogene Elementarvorgänge verwendet. So wird z. B. in gewissen Fällen das Material für die Ausbildung der Gastrula-Einstülpung zunächst durch Zellvermehrung vorbereitet, worauf sodann der Einstülpungsvorgang einsetzt. In anderen Fällen dagegen gehen der Einstülpungsprocess und die Vermehrung der Zellen neben einander her. Wir werden daher in jedem einzelnen Falle zu unterscheiden haben, ob und in wie weit der Process der Zellvermehrung mit anderen morphogenen Elementarprocessen verknüpft ist.

In den meisten Fällen ist Zellvermehrung mit Veränderung der Grösse der Elemente, also mit Wachsthumsprocessen, verbunden. Eine fortschreitende Zellvermehrung bei gegebenem, sich nicht vermehrendem Material müsste nämlich zu fortschreitender Verkleinerung der Elemente führen, wie dies z. B. bei der Furchung der Fall ist — worauf DRIESCH hingewiesen hat. In den meisten Fällen jedoch wachsen die Tochterzellen nach vollendeter Theilung wieder zur Grösse der Mutterzelle heran, bevor sie sich ihrerseits wieder theilen. Es bleibt auf diese Weise die Grösse der Elemente in dem anwachsenden Organe die gleiche. Wir müssen demnach unterscheiden:

a) Zelltheilung ohne nachträgliches Anwachsen der Elemente (Furchung).

b) Zelltheilung mit nachträglicher Vergrösserung der Elemente, wobei das Verhältniss der Zunahme der einzelnen Elemente über die definitive Grösse des gesammten Gebildes entscheidet.

Ferner ist es von Wichtigkeit in Rücksicht auf die Beschaffenheit der durch die Theilung erzeugten Producte, die aequale und inaequale Zelltheilung zu unterscheiden. Die aequale Zelltheilung liefert Tochterzellen, welche einander gleich sind, während durch die inaequale Theilung Tochterzellen producirt werden, welche sich durch Grösse, Inhalt etc. von einander unterscheiden. Durch aequale Theilung wird sonach indifferentes Material geliefert, in welchem erst durch weitere Umgestaltungen Differenzen zu Tage treten können, während bei der inaequalen Theilung der Theilungsprocess an sich als differenzirendes Moment in Wirksamkeit tritt, insofern durch denselben bereits vorhandene Differenzen der Mutterzelle auf die beiden Tochterzellen in ungleicher Weise vertheilt werden.

Bekanntlich spielt die inaequale Theilung bei dem Furchungsprocess verschiedener Formen eine grosse Rolle. Sie findet sich aber auch bei anderen Vorgängen, z. B. bei der Erzeugung eines sog. Mesodermstreifens von einer Polzelle etc.

Bei der inaequalen Theilung erscheinen die Verschiedenheiten der beiden Theilproducte meist am Zellleibe besonders deutlich ausgeprägt, während an den Kernen nur geringfügige Unterschiede, z. B. der Grösse, zu erkennen sind. Bekanntlich hat die Frage, ob inaequale Theilung des Zellkerns mit Rücksicht auf die im Kerne — wie man annahm — vorhandenen gestaltenden Fähigkeiten, also erbungleiche Theilung, vorkommt, eine grosse Bedeutung in den theoretischen Auseinandersetzungen der neueren Zeit gewonnen. (Vgl. p. 155 ff.)

1. Bedeutung der Zelltheilung für den morphologischen Character der Tochterzellen.

Wir haben oben gesehen, dass der inaequalen Zelltheilung eine gewisse differenzirende Bedeutung zugeschrieben werden muss, indem durch sie über die Vertheilung qualitativ verschiedener Substanzen auf die Theilproducte entschieden wird. Da alle Bau-Elemente des Embryos durch fortgesetzte Zelltheilung aus einander hervorgehen, so ist es von Wichtigkeit, in's Auge zu fassen, in wie weit die morphologischen Charactere derselben, also vor Allem Grösse, Gestalt, Lage und Inhalt der Zellen durch die Zelltheilung bestimmt werden. Eine einfache Ueberlegung zeigt, dass der Theilungsrichtung eine hervorragende Bedeutung für den Character der Tochterzellen zukommt. Wir bezeichnen unter Theilungsrichtung jene Ebene, in welche die die beiden Tochterzellen trennende Furche zu liegen kommt. In der Regel steht die Axe der Kernspindel auf die Theilungsrichtung senkrecht.

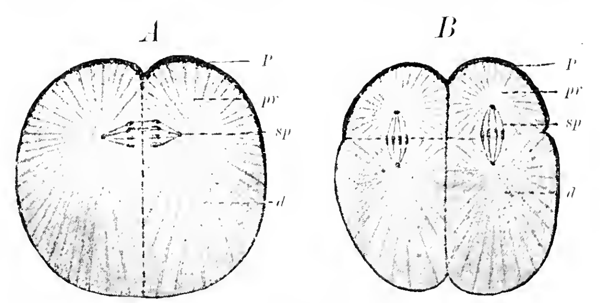


Fig. 81. Schema der Theilung des Froscheis. (Aus O. Hertwig's Entwicklungsgeschichte.)

A erstes Theilungsstadium, *B* drittes Theilungsstadium. Die vier Theilstücke des zweiten Theilungsstadiums beginnen durch eine Aequatorialfurche in acht Stücke zu zerfallen.

P pigmentirte Oberfläche des Eis am animalen Pol, *pr* protoplasmareicher, *d* deutoplasmareicher Theil des Eis, *sp* Kernspindel.

Die Bedeutung der Theilungsrichtung, welche nach dem oben Gesagten von der Lage der Kernspindel abhängig ist, für die Sonderung bestimmt organisirten Materials kann an dem Beispiele des Froscheis erörtert werden (Fig. 81). Wir müssen dasselbe nach erfolgter Befruchtung als ein bilateral-symmetrisch organisirtes Gebilde betrachten. Durch die erste Theilung (Fig. 81 *A*) wird die rechte von der linken Körperhälfte gesondert. Die beiden $^1/_2$ Blastomere sind schon nicht mehr identisch, sondern nur spiegelbildlich gleich. Mit der zweiten Theilung wird — wie man bisher annahm — Material von bestimmter Organisation für die vordere von dem der hinteren Körperhälfte abgetrennt, eine Angabe, die nach den neueren Untersuchungen von Kopsch rectificirt zu werden erfordert (vgl. oben p. 90). Die dritte Theilung (Fig. 80 *B*), welche schon für die äusserliche Betrachtung als inaequale sich documentirt, sondert Material der animalen von der vegetativen Sphaere ab.

Da in dem Falle des gewählten Beispiels die Theilungsrichtung durch die schon vorher bestehende Organisation der Eizelle bestimmt wird, so könnte vielleicht die Zelltheilung hier im Sinne der Annahmen von Sachs, Rauber, Whitman, Sedgwick u. A. als etwas mehr Accidentelles und für die Differenzirungsvorgänge Unwesentliches erscheinen. Es ist dagegen darauf hinzuweisen, dass alle Differenzirung bei den Metazoen unter fortgesetzter Zellvermehrung einhergeht. Zunächst werden durch die Zelltheilung die einzelnen Organisations-Bruchtheile vielleicht schärfer von einander gesondert und neue Oberflächen geschaffen. Indem

jedem Theile der Formwerth einer Zelle zuerkannt wird, erscheint er zu einem Gebilde von grösserer Selbstständigkeit erhoben. Es ist hier vor Allem auf die Vertheilung der Kernsubstanzen hinzuweisen, durch welche eine grössere Zahl von selbstständigen Stoffwechsel-Centren (?) geschaffen wird.

2. Ursachen der inaequalen Zelltheilung.

Die Bedeutung der Zelltheilung für die Differenzirungsprocesse tritt besonders in jenen Fällen deutlich vor Augen, in denen durch dieselbe zwei durch ihr Aussehen und ihre prospective Bedeutung verschiedene Elemente von einander gesondert werden, also bei der sog. inaequalen Theilung. In manchen Fällen scheint die Beschaffenheit der Theilstücke von der ungleichmässigen Lagerung der Substanzen in der Mutterzelle, sowie von der Lage des Kerns, resp. von der Richtung der Spindel abhängig zu sein, wie dies z. B. bei der inaequalen Furchung telolecithaler Eier der Fall ist. Dass die ungleiche Vertheilung von Nahrungsdotter-Substanzen thatsächlich in vielen Fällen die relative Grösse der Theilungsproducte bestimmt, geht besonders deutlich aus den Versuchen von O. Hertwig hervor, welcher durch Einwirkung der Centrifugalkraft die Vertheilung der Dottersubstanzen künstlich veränderte und in Folge dessen ein abgeändertes Furchungsbild erhielt (vgl. oben p. 16).

Es sind dagegen viele andere Fälle bekannt, in denen keine derartige ungleichmässige Vertheilung der Substanzen in der Mutterzelle zu beobachten ist und trotzdem inaequale Theilung erfolgt. Für diese Fälle glaubt Ziegler die Annahme machen zu müssen, dass die Centren von ungleicher Kraft sind. Er nennt daher diese Theilung heterodynamisch. Ziegler glaubt, dass schon die aus einander rückenden Centren etwas different sind und dass sie sodann mit ungleicher Kraft auf das Plasma wirken. Eine solche Annahme sei um so zulässiger, als nach Beobachtungen von Flemming und Hermann Fälle vorkommen, in denen bei der gewöhnlichen Zelltheilung die beiden Polstrahlungen Anfangs von ungleicher Grösse sein können. Wenn die Centren während der Mitose mit ungleicher Kraft wirken, so würden sie inaequale Theilung herbeiführen können. Während bei gleicher Kraft beider Centren die Kernspindel sich so stellt, dass die vom Protoplasma auf den Pol der Spindel ausgeübte Anziehungskraft jederseits gleich ist, würde in dem Falle der heterodynamischen Theilung die Stellung der Spindel „durch die relative Intensität der an den Polen stattfindenden Vorgänge“ gesetzmässig bedingt sein.

Beispiele derartiger heterodynamischer Theilung sind mehrfach aus der Ontogenese verschiedener Gruppen bekannt, so aus der Entwicklung der Nematoden (Ziegler, Zur Strassen u. A.), der Rotatorien (Jennings), der Anneliden (Wilson, Child, Treadwell u. A.) und der Mollusken (Lillie). Bei Nereis z. B. ist bereits die erste Theilung des Eis inaequal, ohne dass die Vertheilung des Dotters hierfür als Ursache anzugeben wäre (Wilson). Ein anderes Beispiel, das Wilson anführt, ist die Entstehung kleiner Zellen von den Teloblasten bei Allolobophora, während die extremste Form von heterodynamischer Theilung in der Bildung der Richtungskörperchen gegeben erscheint.

Erwähnung verdient ein von Braem angedeuteter Erklärungsversuch der ersten inaequalen Theilung bei jenen Annelideneiern

welche sich bei der ersten Theilung in zwei sehr ungleiche Zellen spalten, in denen das Material für die vordere und hintere Körperhälfte gesondert vorliegt. Das Ei ist in diesen Fällen bilateral differenzirt, die Furche ist eine meridionale. Braem nimmt an, „dass hier ein Missverhältniss zwischen dem Kern und dem Plasmakörper der Zelle besteht, wodurch es dem Kern unmöglich gemacht ist, das Ei in einer grössten Theilungsebene zu halbiren, und wodurch er genöthigt wird, eine Ebene minoris areae aufzusuchen".

In letzter Linie sehen wir uns auf die geheimnissvolle Constitution der Zelle verwiesen, von welcher ja auch die ungleiche Vertheilung von Dottersubstanzen oder die ungleiche Entwicklung der Centren abhängig sein dürfte. Auf die Beziehungen dieser Constitution zu dem späteren Schicksal der Tochterzellen haben besonders Lillie und Treadwell hingewiesen. Wenn ein Organ sich frühzeitig anlegt oder durch besondere Grösse ausgezeichnet ist, so führt die Anhäufung des dafür bestimmten Materials zu einer grösseren Entwicklung des zur Hervorbildung dieses Organs bestimmten Elements. Schon Watase hat als Ursache für die inaequale Zelltheilung die eigenthümliche protoplasmatische Structur der Mutterzelle in Anspruch genommen.

Litteratur.

Braem, F. *Ueber den Einfluss des Druckes auf die Zelltheilung und über die Bedeutung dieses Einflusses für die normale Eifurchung. Biol. Centralblatt. 14. Bd. 1894.*

Child, C. M. *A preliminary Account of the Cleavage of Arenicola cristata with Remarks on the Mosaic Theory. Zool. Bulletin. Vol. 1. 1897.*

Hertwig, O. *Ueber einige am befruchteten Eie durch Centrifugalkraft hervorgerufene Metamorphosen. Sitz.-Ber. k. preuss. Acad. Wiss. Berlin. 1897.*

Jennings, H. S. *The Early Development of Asplanchna Herrickii De Guerne. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. Vol. 30. 1896.*

Lillie, Fr. R. *The Embryology of the Unionidæ. Journ. of Morphol. Vol. 10. 1895.*

Treadwell, A. L. *Equal and Unequal Cleavage in Annelids. Biol. Sect. Woods Holl. (1897—1898.) Boston. 1899.*

Watase, S. *Studies on Cephalopods I. Cleavage of the Ovum. Journ. of Morphol. Vol. 4. 1891.*

Wilson, E. B. *The Cell Lineage of Nereis. Journ. of Morphology. Vol. 6. 1892.*

Wilson, E. B. *The cell in development and inheritance. New York. 1897. Sec. Ed. 1900.*

Ziegler, H. E. *Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge der Nematoden. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 60. Bd. 1895.*

Ziegler, H. E. *Experimentelle Studien über Zelltheilung III. Die Furchungszellen von Beroë ovata. Arch. f. Entw.-Mech. 7. Bd. 1898.*

Zur Strassen, O. *Embryonalentwicklung der Ascaris megalocephala. Arch. f. Entw.-Mech. 3. Bd. 1896.*

3. Ermittlungen über die Bestimmung der Theilungsrichtung.

a) Erste Hertwig'sche Regel über die Lage des Kerns.

Dieser Abschnitt steht zu dem Vorhergehenden in innigster Beziehung, da die Grösse der Theilungsproducte von der Lage des Kerns und der Richtung der Kernspindel abhängig ist. Wenn wir daher zum Schlusse des vorigen Abschnittes unsere Unkenntniss der letzten Ursachen, welche über die relative Grösse der Theilungsproducte ent-

scheiden, zum Ausdrucke brachten, so haben wir auch gleichzeitig das Resultat dieses Abschnittes vorweggenommen. Eine Aufklärung dieser Fragen ist erst von einer abschliessenden Erkenntniss der Mechanik der mitotischen Kern- und Zelltheilung zu erwarten, einem Gebiete, welches derzeit vielfach auch auf experimentellem Wege in Angriff genommen, noch seiner definitiven Klarstellung harrt. Es sei diesbezüglich auf die Zusammenstellungen von E. B. Wilson, Flemming, Rhumbler und von Meves verwiesen.

Immerhin kennen wir einige empirisch gefundene Regeln, nach denen über die Lage des zur Theilung sich anschickenden Kerns und über die Richtung der Kernspindel (und hierdurch mittelbar auch

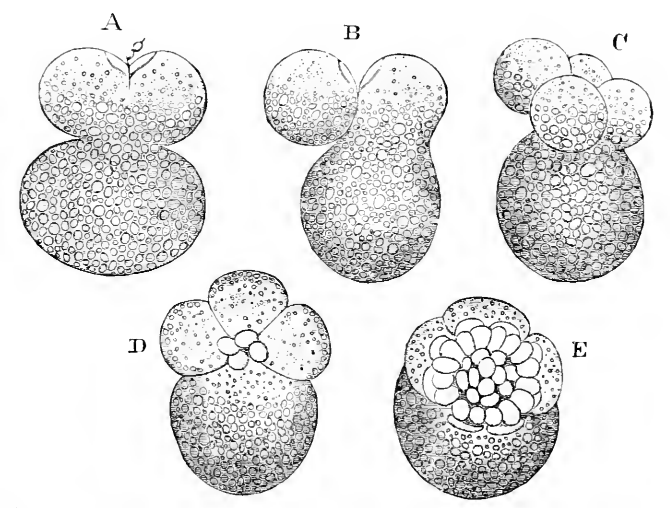


Fig. 82. *A—E* Furchungsstadien von Nassa mutabilis. (Nach Bobretzky, aus Balfour's Handbuch.)

A—C Bildung der Macromeren, denen in *D* vier, in *E* eine grössere Menge von Micromeren aufliegen.

In *A—C* ist die Ballung des Zellplasmas bei der Theilung, und die Abschnürung desselben von dem „Dotterlappen" zu bemerken. (Vgl. Fig. 59 p. 134.)

über die Theilungsrichtung) entschieden wird. Diesen Regeln, die aus einer Anzahl von beobachteten Fällen abstrahirt sind, kann eine allgemeine Giltigkeit nicht zugeschrieben werden, da ihnen andererseits mannigfache Ausnahmen gegenüberstehen.

Im Allgemeinen kann man sagen, dass zu Beginn der Theilung attractive Kräfte wirksam sind, welche dahin streben, den Kern in die Mitte der an der Theilung participirenden Plasmamasse zu bringen. Diese Wirkung tritt uns in gewissen Fällen sehr anschaulich entgegen. Ziegler hat darauf hingewiesen, dass bei der Furchung gewisser Mollusken (Ostrea virginiana, Nassa mutabilis) zur Zeit, wenn der Kern sich zur Theilung anschickt, das Protoplasma sich vom Nahrungsdotter sondert und um den Kern zusammengezogen wird, so dass der Nahrungsdotter zu dieser Zeit scheinbar eine selbständige Kugel bildet (Fig. 82). In dem gleichen Sinne ist auch die Thatsache zu deuten, dass Cylinderepithelzellen, wenn sie sich zur Theilung anschicken, vielfach sich der Kugelform nähern, wie man besonders

deutlich an den Zellen der Blastulae von Coelenteraten und Echinodermen (Fig. 83) beobachten kann (METSCHNIKOFF, KORSCHELT, SEELIGER). In jenen Fällen, in denen die Gestalt des Protoplasmas sich nicht verändern kann, muss der Kern in den Mittelpunkt der protoplasmatischen Ansammlung wandern.

Es muss hervorgehoben werden, dass für die Lage des zur Theilung sich anschickenden Kernes nur die Gestalt des an der Theilung activ sich bethätigenden Protoplasmas massgebend ist. Alle Einschlüsse des Protoplasmas, wie Flüssigkeitsvacuolen, oder Nahrungsdottersubstanzen (Deutoplasma) etc. kommen hierbei nicht in Betracht. An kugeligen Eizellen oder Blastomeren, welche ähnlich wie das Froschei polar differenzirt sind, muss demnach der Kern sich dem animalen Pole nähern, weil der Mittelpunkt der activen Protoplasmamasse hier nicht in der Mitte der Kugel, sondern excentrisch gegen den animalen Pol verschoben ist. Daher schwankt bei derartigen telolecithalen Gebilden die Lage des Kerns nach der Menge des vorhandenen Nahrungsdotters. Je grösser die Ansammlung von Nahrungsdotter in der vegetativen Hälfte ist, um so mehr muss der Kern sich dem animalen Pole nähern, während bei allen Eiern, die des Nahrungsdotters fast vollständig entbehren (oder bei jenen, bei denen der Nahrungsdotter centrolecithal, also symmetrisch zum Mittelpunkte der Kugel vertheilt ist, wie bei manchen Arthropoden), der Kern den Mittelpunkt der Kugel einnimmt. Der Kern sucht stets die Mitte seiner Wirkungssphäre einzunehmen (O. HERTWIG). In den angeführten Fällen betheiligt sich das gesammte Protoplasma der Zelle an den Vorgängen der Zelltheilung. Man kann wohl annehmen, dass hier in der Regel das Protoplasma auf die beiden Tochterzellen der Menge nach gleich vertheilt wird. Bei inaequaler Theilung, wie dies z. B. bei der dritten Theilung des Froscheis der Fall ist, hängt sonach die Grösse der beiden Theilstücke von der Menge der jedem Theilstück mitgegebenen Nahrungsdottermassen ab.

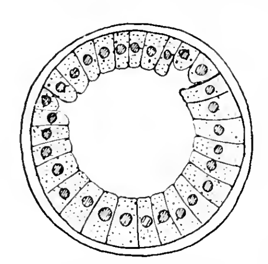


Fig. 83. Blastulastadium von Strongylocentrotus lividus. Die abgerundeten Zellen haben sich vor Kurzem getheilt. (Nach KORSCHELT.)

In anderen Fällen wird jedoch das Protoplasma des Zelleibes auf die beiden Tochterzellen in ungleicher Menge vertheilt, wie dies z. B. bei der Bildung der Richtungskörperchen, bei der Entstehung von Micromeren oder bei der Theilung der Teloblasten der Fall ist. Hier könnte man vielleicht annehmen, dass nur ein Theil des Zellplasmas an der Theilung activ thätig mitwirkte, während die übrige Parthie unthätig oder doch nur in verminderter Wirksamkeit verharrte. Die Wirkungssphaere des Kerns ist in diesen Fällen nicht durch die gesammte Plasmamasse der Zelle, sondern nur durch die zum Zwecke der Theilung activirte gegeben. Hier wird demnach die Grösse der Theilstücke von der Menge des ihnen mitgegebenen inactiven Zellplasmas (welches sich hier ähnlich wie in den früheren Beispielen der Nahrungsdotter verhält) abhängig sein.

Die HERTWIG'sche Regel, welche besagt, dass der Kern zu Beginn der Theilung stets das Centrum der Protoplasmamasse, welche sich an der Theilung activ bethätigt, einzunehmen sucht, bestimmt nur ganz im

Groben die Lage des Kernes für jene Fälle, in denen — wie dies bei den Blastomeren der Fall ist — der Kern im Verhältniss zum Zellleib relativ klein ist. Hier finden wir auch im ruhenden Zustande den Kern und das ihm — so viel wir wissen — meist dicht anliegende Centrosoma annähernd in der Mitte der activen Protoplasmamasse (Bildungsdotter). Dem Centrosoma, welches als das dynamische Centrum des Zellkörpers zu betrachten ist, kommt in besonderem Maasse die Tendenz zu, den Mittelpunkt der gesammten Plasmamasse einzunehmen, wodurch dann dem Kern eine mehr oder weniger excentrische Lage aufgedrängt wird, wie wir dies beispielsweise an Raphidiophrys und anderen Heliozoen sehen. Der Kern selbst rückt thatsächlich erst in jenen die Theilung vorbereitenden Stadien in den Mittelpunkt der Protoplasmamasse, wenn die beiden Tochtercentrosomen aus einander gerückt sind und den Kern zwischen sich genommen haben (Kernpolstellung der Sphaeren).

Litteratur.

Hertwig, O. *Welchen Einfluss übt die Schwerkraft auf die Theilung der Zellen? Jen. Zeitschr. f. Naturw. 18. Bd. 1885.*

Hertwig, O. *Ueber den Werth der ersten Furchungszellen für die Organbildung des Embryos. Arch. f. Micr. Anat. 42. Bd. 1893.*

Hertwig, O. *Die Zelle und die Gewebe. I. Jena. 1892.*

b) Zweite Hertwig'sche Regel, die Richtung der Kernspindel betreffend.

Nicht bloss die Lage des zur Theilung sich anschickenden Kerns im Allgemeinen, sondern auch die Richtung, welche die Axe der Kernspindel einnimmt, und somit die Theilungsrichtung steht in vielen Fällen in einem Abhängigkeitsverhältnisse von der Gestalt der an der Theilung activ sich bethätigenden Protoplasmamasse. Dies besagt die zweite der über die Bestimmung der Theilungsrichtung aufgestellten Regeln:

Die Axe der Kernspindel stellt sich in der Richtung des grössten Durchmessers der bei der Zelltheilung activ thätigen Protoplasmamasse ein.

Zur Aufstellung dieser Regel, welche (schon von K. E. v. Baer vorgeahnt) zuerst in einer etwas anderen Fassung von O. Hertwig formulirt wurde, führten besonders die bekannten Beobachtungen Auerbach's über die Einstellung der ersten Furchungsspindel in dem Ei von Ascaris nigrovenosa und sodann die Erfahrungen über die Abänderung des Furchungstypus an Eiern unter Pressung.

Die Eier von Ascaris nigrovenosa (und von Strongylus auricularis) sind länglich oval. Sie liegen derart im Uterus, dass ihre Längsaxe mit der des Uterus parallel läuft. An dem der Keimstätte zugewendeten Pole bilden sich die Richtungskörperchen, und hier entsteht der weibliche Vorkern, während von dem entgegengesetzten, dem Uterusausgange zugewendeten Pole das Samenkörperchen eindringt. Beide Kerne nähern sich nun bis zur Berührung, welche in der Mitte des Eis stattfindet (Fig. 84 *A*).

Da nun im Allgemeinen die Axe der ersten Furchungsspindel in die Berührungsfläche der beiden Vorkerne zu liegen kommt (ein

Mittel, um auf die einfachste Weise gleiche Mengen beider Kernsubstanzen auf die beiden Tochterzellen zu vertheilen), so würden wir erwarten, dass die Kernspindel sich hier in der Richtung des kürzesten Durchmessers, also quer zur Längsaxe des Eis einstellt. Dies ist jedoch nicht der Fall, sondern die beiden sich berührenden Kerne drehen sich um einen Winkel von 90° (Fig. 84 *B* und *C*), so dass schliesslich die Axe der Furchungsspindel mit der Längsaxe des Eis zusammenfällt (Fig. 84 *D*).

Es findet also hier durch die Drehung eine Correctur der Stellung der beiden Kerne statt, in der Weise, dass die durch die Berührungsfläche (oder streng genommen durch das Auseinanderrücken der Centrosomen in der queren Richtung) bestimmte Lage der

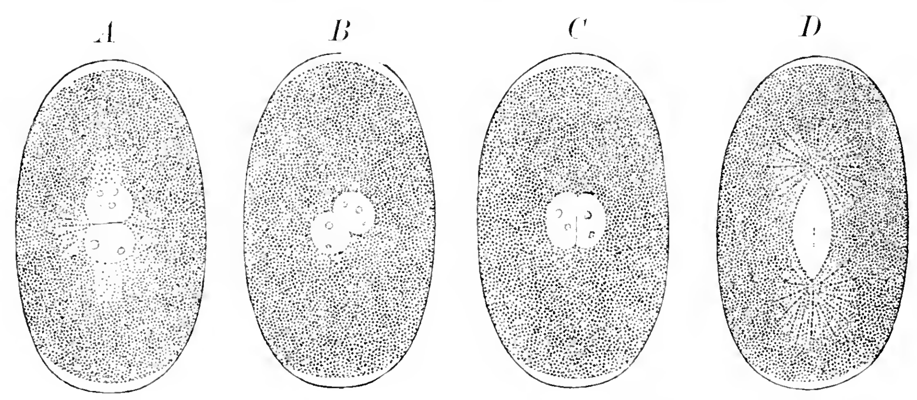


Fig. 84. Eier von Ascaris nigrovenosa in stark comprimirtem Zustand auf vier verschiedenen Stadien der Befruchtung. (Aus O. HERTWIG, Die Zelle, nach AUERBACH.)

Spindelachse secundär mit der Längendimension des Eis in Uebereinstimmung gebracht wird.

Man hat hier durchaus den Eindruck, dass zwischen den die Pole der Spindel einnehmenden Centrosomen und dem Protoplasmaleibe des Eis Attractionskräfte wirksam sind, welche es bewirken, dass die Spindel aus einer Stellung labilen Gleichgewichtes (in der Queraxe des Eis) in die stabilen Gleichgewichtes übergeführt wird. Vielfach hat man diese Vorgänge mit der anziehenden Wirkung, welche Eisentheilchen auf eine Magnetnadel ausüben, in Vergleich gebracht.

Teleologisch kann man die angeführte Regel dahin deuten, dass die Spindel stets jene Lage einzunehmen sucht, in welcher die Zertrennung des Protoplasmakörpers mit dem geringsten Aufwande von Kraft durchgeführt werden kann. Es ist — worauf DRIESCH zuerst hingewiesen hat — in jenen Fällen, in denen, wie im Ei von Ascaris nigrovenosa, der grösste und der kleinste Durchmesser der Zelle auf einander senkrecht stehen, die nach der HERTWIG'schen Regel erzielte Theilungsebene eine Fläche minimae areae.

Bezüglich der Angaben von AUERBACH sind die durch eine Nachuntersuchung von ZIEGLER gewonnenen Resultate von Wichtigkeit. Im Allgemeinen konnte ZIEGLER dieselben bestätigen, besonders insoweit die

uns hier interessirende Drehung der Spindel in Frage kommt. Im Einzelnen (z. B. bezüglich der Stelle, an welcher die Kerne sich treffen) erfuhren sie eine gewisse Correctur. Die Arbeit von ZIEGLER hat deshalb besondere Bedeutung, weil in ihr das etwas abweichende Verhalten anderer Formen (Diplogaster longicauda, Rhabditis teres) eingehend geschildert wurde.

Litteratur.

Auerbach, L. *Organologische Studien. Zur Characteristik und Lebensgeschichte der Zellkerne. Breslau. 1874.*

Driesch, H. *Entwicklungsmechanische Studien III—VI. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 55. Bd. 1892.*

Hertwig, O. *Welchen Einfluss übt die Schwerkraft auf die Theilung der Zellen? Jen. Zeitschr. f. Naturw. 18. Bd. 1885.*

Hertwig, O. *Ueber den Werth der ersten Furchungszellen für die Organbildung des Embryos. Arch. f. Micr. Anat. 42. Bd. 1893.*

Hertwig, O. *Die Zelle und die Gewebe. I. Jena. 1892.*

Ziegler, H. E. *Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge der Nematoden. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 60. Bd. 1895.*

c) Ueber Furchung unter Pressung.

Die zweite der angeführten HERTWIG'schen Regeln hat durch die Beobachtungen über das Verhalten von Eiern, welche zwischen parallelen Glasplatten gepresst sich furchten, eine wesentliche Bestätigung erfahren. Solche Versuche wurden von PFLÜGER und später von ROUX, BORN und O. HERTWIG an Amphibieneiern, von DRIESCH, MORGAN und ZIEGLER an Echinodermeneiern, von ZIEGLER an Ctenophoren und von E. B. WILSON an dem Ei von Nereis mit demselben Erfolge angestellt. Auch Beobachtungen von AUERBACH an Ascaris nigrovenosa sind hierher zu stellen.

Die normale Furchung des Froscheis zeigt zunächst zwei auf einander senkrecht stehende durch die Eiaxe gehende Meridionalfurchen. Die dritte Theilung ist inaequal, indem durch eine Aequatorialfurche vier kleinere Blastomere der animalen Hälfte von vier grösseren der vegetativen getrennt werden (Fig. 81). Die vierte Furche ist im Allgemeinen eine Meridionalfurche, welche die erste und zweite unter 45° schneidet. Es werden auf diese Weise ein Kranz von 8 kleineren und einer von 8 grösseren Zellen gebildet. Die kleineren gehören der dunkler gefärbten animalen, die grösseren der weisslichen vegetativen Eihälfte an. Im Speciellen ist die Richtung der vierten Furchen mannigfachen kleineren Abweichungen unterworfen.

Werden befruchtete Amphibieneier zwischen parallelen Glasplatten gepresst, so wird durch die dem Ei als Ganzem aufgedrungene neue Gestalt des Furchungstypus in nicht unwesentlicher Weise beeinflusst. Es herrscht im Allgemeinen die Tendenz, die Kernspindeln in eine den Glasplatten parallele Lage zu bringen. In Folge dessen steht dann die Theilungsrichtung der Zellen auf die pressenden Platten senkrecht. Die Theilungsrichtung fällt in die Richtung des ausgeübten Druckes. Das Furchungsbild wird ein verschiedenes sein je nach der Richtung, in welcher der Druck auf das polar differenzirte Ei ausgeübt wird. Wir können Pressung von den Polen und laterale Pressung oder — da die polare Differenzirung des Froscheis durch das specifische Gewicht der Dottersubstanzen bestimmt wird —

Pressung zwischen horizontalen und Pressung zwischen verticalen Platten unterscheiden. Weitere Versuche wurden auch mit Pressung zwischen schräg gestellten parallelen Platten und zwischen nicht parallelen Platten unter keilförmiger Deformation des Eis angestellt.

Bei der Pressung zwischen horizontalen Platten (Fig. 85) fällt die Eiaxe in die Richtung des ausgeübten Druckes (Fig. 85 *A*). Die erste und die zweite Furche sind wie im normalen Zustande auf einander senkrecht stehende Meridionalfurchen (Fig. 85 *B*). Sie stehen auf den Platten senkrecht. Häufig schneidet die zweite Furche die erste nicht im Mittelpunkte, sondern excentrisch. So werden dann zwei kleinere und zwei grössere Zellen gebildet (Fig. 85 *B*). Die Ursache für diese Erscheinung mag in einer nicht vollkommen senkrechten, sondern etwas schrägen Aufsetzung der Eier zwischen die pressenden Platten zu suchen sein. Die dritte Furche, welche normaler Weise horizontal und senkrecht zu den beiden ersten verläuft,

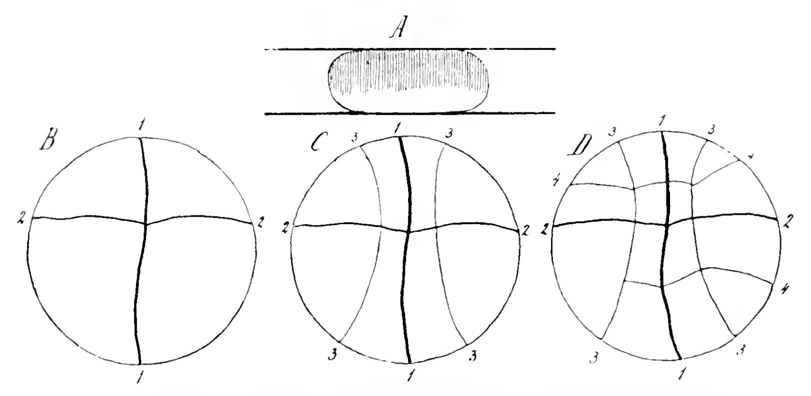


Fig. 85. Furchung des Froscheis bei Pressung zwischen horizontalen Platten. Schemata im Anschlusse an Morgan nach den Angaben von Born.

A Seitenansicht des zwischen horizontalen Platten gepressten Eis. Die dunklere Eihälfte durch Schraffirung angedeutet.

B vierzelliges, *C* achtzelliges Stadium, *D* Stadium nach der vierten Theilung, alle in der Ansicht von oben.

1—1 bis 4—4 bezeichnen die Richtung der auf einander folgenden Theilungen.

steht hier auch vertical und verläuft im Allgemeinen parallel zur ersten Furche (Fig. 85 *C*). Auch die vierte Furche (Fig. 85 *D*) ist vertical und verläuft im grossen Ganzen parallel zur zweiten Furche. Durch die dichte Aneinanderdrängung der Zellen kommt es nicht zur Ausbildung einer Furchungshöhle im Inneren dieser Furchungsstadien.

Von grossem Interesse ist das Studium lateral, also zwischen vertical stehenden Glasplatten comprimirter Eier (Fig. 86). Die erste Furche ist eine Meridionalfurche (Fig. 86 *E*); sie steht auf den beiden Glasplatten senkrecht und theilt das Ei in zwei meist gleiche Hälften. Manchmal werden die beiden Hälften durch schrägen Verlauf der Furchen ungleich. Die zweite Furche ist gewissermassen die vorzeitig auftretende Horizontalfurche, welche normaler Weise als dritte erscheint (Fig. 86 *F*). Sie steht auf der ersten senkrecht und gleichzeitig senkrecht zu den pressenden Platten. Da sie dem animalen Pole genähert ist, so wird das Ei durch sie in 2 kleinere und 2 grössere Zellen getheilt. Die dritte Furche, welche sich zuerst

in den oberen kleineren Zellen und später in den unteren grösseren zeigt, steht ebenfalls auf den pressenden Platten senkrecht und verläuft parallel zur ersten Furche (Fig. 84 *G*). Die vierte Furche steht im Allgemeinen auf der dritten und auf den Platten senkrecht. Erst spät erscheint eine den Platten parallel laufende Furche.

Es ist von Interesse, dass die Seitenansicht der lateral comprimirten Eier (Fig. 86 *E—G*) mit der Obenansicht von Eiern, welche zwischen horizontalen Platten gepresst wurden (Fig. 85 *B—D*), im Wesentlichen übereinstimmt. Wir haben in beiden Fällen als Resultat der ersten Furchungen eine durch Furchen, die auf einander und auf den

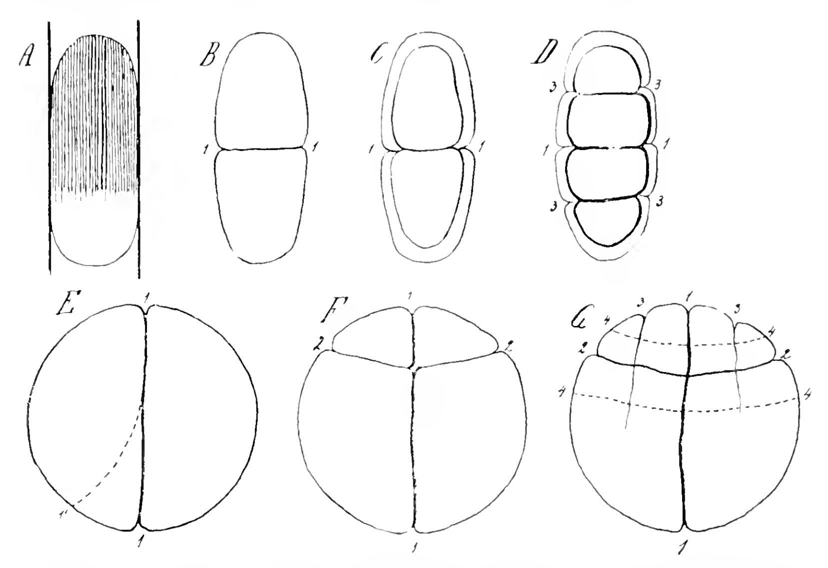


Fig. 86. Furchung des Froscheis unter Pressung zwischen vertikalen Platten. Schemata zum Theil im Anschlusse an Morgan, nach den Angaben von Born.

A Seitenansicht des zwischen verticalen Platten gepressten Eis. Die dunklere Eihälfte durch Schraffirung angedeutet.

E, *F* und *G* Ansichten des gepressten Eis von der Seite. *E* im zweizelligen Stadium. 1—1 Richtung der ersten Furche, die häufig im Sinne der punctirten Linie 1—1′ abgelenkt erscheint. *F* Viertheilung, *G* nach durchgeführter dritter Theilung (3, 3), welche aber in den unteren grossen Zellen noch unvollständig ist. Die Richtung der vierten Theilung (4—4) ist durch punctirte Linien angegeben.

B, *C* und *D* Ansichten der in *E*, *F* und *G* dargestellten Stadien, wie sie vom oberen Pol gesehen erscheinen.

pressenden Platten senkrecht stehen, in annähernd cubisch geformte Stücke vertheilte Platte. Wichtig und mit dem später zu erwähnenden Gesetze von Sachs übereinstimmend ist, dass jede folgende Furche auf der vorhergehenden senkrecht steht.

In ganz ähnlicher Weise kann auch die Furchung der Echiniden-Eier durch Pressung modificirt werden, wie dies von Driesch, Morgan und Ziegler gemacht worden ist. Hier wurden die Eier zwischen den Objectträgern und Deckgläschen (oder in eigenen Compressorien) gepresst. Vor Allem scheint sich hierzu das von Ziegler construirte Durchströmungs-Compressorium (Zool. Anz. 17. Bd. 1894) vorzüglich zu eignen. Eine Orientirung der Eiaxe zu den pressenden Platten

ist wegen der Kleinheit der Eier nicht möglich. Gewisse von DRIESCH beschriebene Varianten der erhaltenen Furchungsbilder sind vielleicht als Resultat verschiedener Einstellung der Eiaxe zu den pressenden Platten zu betrachten. Vielfach zerplatzt unter dem Drucke die Eimembran, ohne dass hierdurch das Experiment wesentlich beeinflusst würde.

Bei der normalen Furchung der Seeigel stehen die beiden ersten Furchen auf einander senkrecht. Als dritte tritt eine Aequatorialfurche auf, welche das Ei in vier obere und vier untere, annähernd gleich grosse Zellen theilt (Fig. 40, p. 112). Diese beiden Kreise von Zellen werden durch die vierte Furche in verschiedener Weise getheilt. Die oberen Zellen trennen durch eine Aequatorialfurche vier Micromeren ab, während die unteren Zellen sich annähernd meridional (aber häufig etwas schräg) theilen und so einen Kranz von 8 gleich grossen Zellen ausbilden.

Bei der Furchung unter Pressung stehen nun die Spindeln anfangs ausnahmlos senkrecht zur Richtung des Druckes (Fig. 87). Es resultirt hieraus, dass die Furchungszellen neben einander in einer Ebene angeordnet sein müssen. Wir geben in Fig. 87 *A* die Obenansicht eines 4-Zellenstadiums. Man sieht, dass die Spindeln sämmtlich eine tangentiale Lage einnehmen. Es erfolgt hierauf ein 8-zelliges Stadium, in welchem, wie in Fig. 87 *B* alle 8 Zellen neben einander liegen. Die dritte Furche ist also nicht wie normal eine aequatoriale, sondern auch sie ist hier eine Meridionalfurche. Häufig erscheinen die Zellen des 8-Stadiums nicht radiär gegen einen gemeinsamen Mittelpunkt orientirt, sondern mehr in zwei neben einander laufenden parallelen Reihen angeordnet, wie Fig. 88 *A* zeigt. Die Spindeln des 8-Stadiums stehen radiär. Es resultirt hieraus ein 16zelliges Stadium (Fig. 88 *B*), welches aus zwei Kreisen, einem inneren und einem äusseren, von je 8 in einer Ebene gelegenen Zellen besteht. Fig. 88 *C* zeigt das 16zellige Stadium in der Vorbereitung zu weiterer Theilung. Im inneren Kreise haben die Spindeln meist eine radiäre, im äusseren eine tangentiale Richtung. Es resultirte in dem von uns nach ZIEGLER geschilderten Falle eine aus 32 Zellen bestehende Platte von der Configuration der Fig. 88 *D*. Auch noch bei der nächsten Theilung stand die Theilungsrichtung in den meisten Zellen parallel zur Ebene der pressenden Platten. Es sind in Fig 88 *E* jene Kernspindeln, welche parallel zur Fläche der Platten, also horizontal standen, mit einem Strichelchen, jene dagegen, welche vertical oder schief gerichtet waren, mit einem Kreuzchen bezeichnet. In einigen Zellen, in denen die Theilungsrichtung nicht beobachtet werden konnte, fehlt die Bezeichnung.

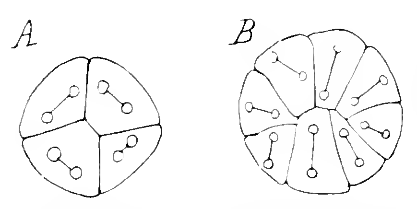


Fig. 87. Eier von Echinus unter Pressung. *A* in dem vierzelligen, *B* in dem achtzelligen Stadium. (Nach DRIESCH.)

Ein genaueres Studium dieser ungemein instructiven Furchungsbilder lässt uns Folgendes erkennen. Bis zur Theilung vom 32zelligen zum 64zelligen Stadium stehen die Kernspindeln ausnahmslos horizontal. Die Theilungsrichtungen, d. h. die Richtungen der durch Theilung erzeugten Zellgrenzen, stehen sämmtlich auf den Platten des Compressoriums senk-

recht, also vertical. Im Allgemeinen ist vielfach eine Tendenz zu bemerken, dahin gehend, jede Kernspindel parallel zur Richtung der eben abgelaufenen früheren Theilung, also senkrecht zur Richtung, welche die Kernspindel bei der vorherigen Theilung einnahm, zu orientiren. Aber diese Regel ist nicht ohne Ausnahmen. Die Zellenpaare in Fig. 88 *B* sind durch tangentiale Theilung entstanden. Nach unserer angenommenen Tendenz müssten die Spindeln zur nachfolgenden Theilung in beiden Zellen tangentiale Richtung einnehmen. Das ist nicht der Fall. Wir sehen in Fig. 88 *C* rechts unter der Mitte ein Zellenpaar, in dessen äusserer Zelle die Spindel allerdings tangential steht, aber in der inneren

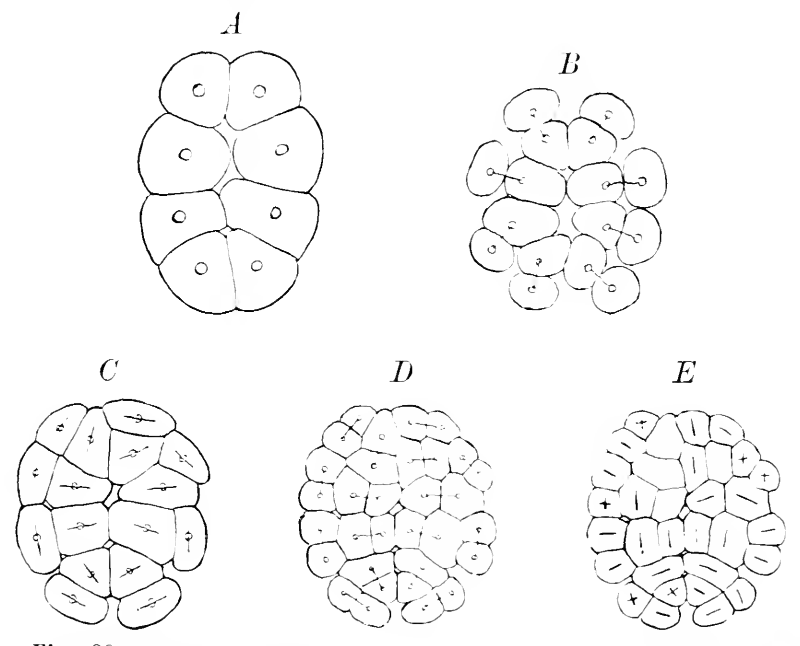


Fig. 88. Eier von Echinus microtuberculatus unter Pressung. (Nach Ziegler, aus O. Hertwig, Die Zelle.)

A achtzelliges, *B* sechzehnzelliges Stadium, *C* dasselbe in Vorbereitung zur nächsten Theilung, *D* Stadium aus 32 in einer Ebene gelagerten Zellen bestehend, *E* Vorbereitung zur nächsten Theilung. In den meisten Zellen war die Spindelaxe noch horizontal, was durch einen Strich angedeutet ist. Ein Kreuz bezeichnet Zellen mit verticaler oder schräg gestellter Spindelaxe. In den leer gebliebenen Zellen konnte die Stellung der Spindel nicht beobachtet werden.

Zelle hat sie eine radiäre Stellung, also dieselbe Richtung, welche auch die Spindel der Mutterzelle einnahm. Wir bemerken aber, dass in diesem Falle die Zelle auch in radiärer Richtung verlängert ist, wie denn überhaupt ausnahmslos die Spindeln die Richtung des grössten Durchmessers der Zellen einnehmen. In Fig. 88 *E* sehen wir, dass jene Zellen, in welchen die Spindel eine verticale oder schiefe Lage einnahm (mit einem Kreuzchen bezeichnet), die kleinsten des ganzen Feldes sind. Man wird annehmen dürfen, dass bei ihnen der verticale Durchmesser grösser war als die in den Abbildungen sichtbaren Dimensionen der horizontalen Ausbreitung.

Litteratur.

Born, G. *Ueber Druckversuche an Froscheiern. Anat. Anz. 8. Bd. 1893.*

Born, G. *Neue Compressionsversuche an Froscheiern. Jahresber. Schles. Ges. f. Vaterl. Cultur. Zool.-Bot. Sect. 1894.*

Driesch, H. *Entwicklungsmech. Studien. IV. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 55. Bd. 1892.*

Driesch, H. *Zur Verlagerung der Blastomeren des Echinideneis. Anat. Anz. 8. Bd. 1893.*

Hertwig, O. *Ueber den Werth der ersten Furchungszellen für die Organbildung des Embryo. Arch. f. Mier. Anat. 42. Bd. 1893.*

Morgan, T. H. *Experimental Studies on Echinoderm Eggs. Anatom. Anz. 9. Bd. 1893.*

Pflüger, E. *Ueber die Einwirkung der Schwerkraft und anderer Bedingungen auf die Richtung der Zelltheilung. Arch. Ges. Physiol. 34. Bd. 1884.*

Roux, W. *Beitr. z. Entw.-Mech. d. Embryo. III. Ueber die Bestimmung der Hauptrichtungen des Froschembryo im Ei und über die erste Theilung des Froscheis. Bresl. Aerztl. Zeitschr. 1885. Ges. Abh. II. Bd. No. 20.*

Roux, W. *Ueber Mosaikarbeit und neuere Entwicklungshypothesen. Anat. Hefte von Merkel und Bonnet. 1893. Ges. Abh. II. Bd. No. 27. Vgl. auch Zool. Anz. 1893. No. 432. Anat. Anz. 1894. Bd. 9.*

Wilson, E. B. *On Cleavage and mosaic-Work. Appendix to Crampton. Arch. f. Entw.-Mech. 3. Bd. 1895.*

Ziegler, H. E. *Ueber Furchung unter Pressung. Verh. Anat. Gesellsch. 8. Vers. Strassburg. 1894.*

d) Ursachen der Einstellung der Kernspindel.

Als Ursache für die bei den vorerwähnten Versuchen erkennbare Einstellung der Kernspindel in einer Richtung parallel zu den pressenden Platten wurde von Pflüger das „Princip des kleinsten Widerstandes“ herangezogen, indem er annimmt, dass der Kern sich bei der Theilung in jener Richtung streckt, welche ihm den kleinsten Widerstand bietet. Später haben Driesch und Braem dem durch die pressenden Platten ausgeübten Druck einen directen Einfluss auf die Einstellung der Spindel zugeschrieben. Driesch hat zur Erklärung der Thatsache, dass die Theilungsrichtung senkrecht zur Richtung des auf die Zelle ausgeübten Druckes gelegen ist, die Möglichkeit einer auf die Spindel wirkenden richtenden Reizwirkung in's Auge gefasst. Braem formulirte das Princip des kleinsten Widerstandes in teleologischer Fassung: „Die Spindel eines ungleichem Drucke unterliegenden Eis stellt sich in derjenigen Richtung ein, in welcher der räumlichen Entfaltung der Zelle und ihrer Theilproducte der freieste Spielraum geboten ist.“

Es ist gegen derartige Erklärungsversuche, welche den in bestimmter Richtung ausgeübten Druck als directe oder Reizursache für die Einstellung der Kernspindel in Anspruch nehmen, von Born und Ziegler, wie wir meinen, mit Recht geltend gemacht worden, dass ein auf ein Blastomer wirksamer Druck sich bei der flüssigen Beschaffenheit des Protoplasmas nach allen Richtungen gleichmässig fortpflanzen muss. Der Kern muss daher in jeder Richtung demselben Drucke ausgesetzt sein. Es bleibt somit nur übrig, in der durch die Pressung veränderten Gestalt des Zelleibes und der dadurch bedingten Vertheilung seines Inhaltes die Ursache für die fragliche Erscheinung zu suchen.

Wir haben oben darauf hingewiesen, dass man Grund hat, anzunehmen, dass zwischen den die Pole der Spindel einnehmenden Centren (Centrosomen) und dem Plasmakörper der Zelle Anziehungskräfte wirksam sind. Die Annahme einer derartigen Anziehung liegt der Auffassung von Roux zu Grunde. „Der Kern bildet bei seiner Theilung eine längliche Figur, deren Axe rechtwinklig zu seiner Theilungsebene orientirt ist; wenn nun dieses Gebilde mit den Substanzen des Zelleibes in einer richtenden Wechselwirkung steht, so wird bei einer ursprünglichen Abweichung beider von ihrer Gleichgewichtslage zu einander das weniger massige und daher leichter bewegliche Gebilde, der Kern, natürlich die stärkere Ablenkung aus seiner Richtung erfahren, während der Zelleib, den vorliegenden Grössenverhältnissen beider entsprechend, kaum merklich alterirt werden wird.“ Roux formulirt die Hertwig'sche Regel in diesem Sinne folgendermaassen: „Die Kernspindel der Furchungszellen stellt sich in die resp. in eine Richtung festesten Gleichgewichtes der tractiven Einzelwirkungen der Protoplasmamasse. Diese Richtung entspricht überwiegend häufig annähernd oder ganz der grössten durch den Mittelpunkt der Protoplasmamasse gehenden Dimension.“

Wenngleich die Hertwig'sche Regel in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle eingehalten erscheint, so fehlt es doch auch nicht an

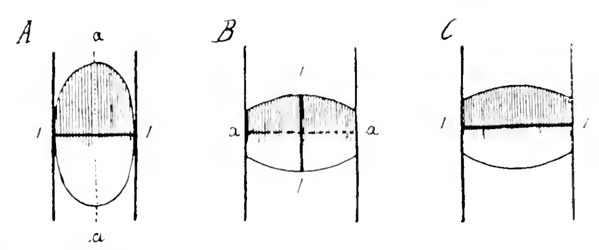


Fig. 89. Schemata zur Erläuterung der Angaben von Roux über die Furchung von Froscheiern, welche durch Aspiriren in eine cylindrische Glasröhre deformirt waren. Von der Gallerthülle ist abgesehen.

aa die Richtung der grössten Dimension der Zelle, I I die Richtung der ersten Furche. Beide fallen in *C* zusammen. Die obere dunklere Parthie des Eis ist durch Schraffirung gekennzeichnet.

Ausnahmen, welche zeigen, dass wir die eigentlichen bestimmenden Ursachen der Einstellung der Kernspindel noch nicht genügend überblicken. Man hat nach dieser Richtung auf die Theilung der pflanzlichen Cambiumzellen und der prismatischen Zellen in einschichtigen Cylinderepithelien hingewiesen. Letztere theilen sich auch in jenen Fällen, in denen die oben erwähnte Abrundung der zur Theilung sich anschickenden Zelle nicht so weit geht, dass dadurch die ursprüngliche Streckung völlig aufgehoben wird, stets in einer auf die Fläche des Epithels senkrechten Richtung. Die Spindel steht hier also immer parallel zur freien Fläche des Epithels. Weitere Fälle, die sich zu der genannten Regel in Widerspruch stellen, haben Bergh (am Keimstreif von Crustaceen), Zur Strassen (bei der Furchung von Ascaris) und Jennings (Uebergang von dem 8-zelligen zum 16-zelligen Stadium von Asplanchna, bei welchem die Spindel durch eine secundäre Drehung aus dem längsten in den kürzesten Durchmesser eingestellt wird, u. A.) angeführt. Eine Abweichung von der Hertwig'schen Regel,

die besonderes Interesse erregt, beobachtete Roux bei Versuchen über Furchung unter Pressung, indem er Froscheier in Glasröhrchen aspirirte. In den meisten Fällen wurden die Eier durch den Druck der Wände des Röhrchens zu einem länglichen, wurstförmigen Körper deformirt (Fig. 89 *A*), so dass der grösste Durchmesser des Eis in der Richtung der Axe des Röhrchens lag. In diesen Fällen stand die erste Furche (I I) der Hertwig'schen Regel entsprechend senkrecht auf die Axe des Röhrchens. In einigen wenigen Fällen (Fig. 89 *B* u. *C*) dagegen wurden die Eier merkwürdiger Weise linsenförmig deformirt, so dass der Rand der Linse die Wände des Röhrchens berührte. Auch diese Eier furchten sich zum Theil entsprechend der Hertwig'schen Regel (Fig. 89 *B*). Die erste Furche stand senkrecht auf der grössten Dimension des Eis. In einigen wenigen Fällen (Fig. 89 *C*) dagegen wurden diese Eier ebenfalls in der queren Richtung des Röhrchens getheilt, so dass die erste Furche hier in die grösste Dimension des Eis fiel.

Roux schloss aus diesen Beobachtungen, dass hier, sowie bei ähnlichen symmetrischen (zweistrahlig radiären) Gebilden zwei Prädilectionsrichtungen für die Einstellung der Kernspindel gegeben seien, und zwar die der Nebenaxen des Gebildes, also der grössten und der kleinsten Dimension des entsprechenden Querschnittes. Von diesen beiden Richtungen werde diejenige bevorzugt, welche mit der dem Kerne eigenen immanenten Theilungsrichtung am nächsten zusammenfalle.

Die Annahme einer immanenten Theilungsrichtung des Kernes hat nach den neueren Erfahrungen wenig Wahrscheinlichkeit für sich. Wir theilen dem Kern als solchem bei den Vorgängen der Mitose eine mehr passive Rolle zu. An seine Stelle ist diesbezüglich das Centrosoma als dynamisches Centrum der Zelle getreten. Wir würden an die Stelle des obigen Begriffes die primäre Theilungsrichtung des Centrosomas zu setzen haben. Diesbezüglich können wir die Regel aufstellen:

Das erste Auseinanderrücken der Tochtercentren erfolgt stets in einer zur Oberfläche des Zellkerns paratangentialen Richtung.

Obgleich durch zahlreiche frühere Beobachtungen bestätigt, kann man doch vielleicht mit Recht diese an den Namen von M. Heidenhain knüpfen, da sie von ihm durch werthvolle theoretische Ueberlegungen auf Grund des supponirten Spannungsgesetzes gestützt wurde. Es ist sonach durch die relative Lage von Kern und Centrosoma zwar nicht die Richtung, aber doch die Ebene, in welcher die Axe der entstehenden Spindelfigur gelegen ist, bestimmt. „Welche Richtung in dieser Ebene die Spindel wählen wird, darauf hat sicherlich das Protoplasma einen Einfluss, denn bei den flachgedrückten Blastomeren geht das Auseinanderrücken der Centrosomen und die Anlage der Spindel in einer Ebene vor sich, welche den drückenden Platten parallel ist“ (Ziegler).

Es muss darauf hingewiesen werden, dass jene durch das erste Auseinanderrücken der Tochtercentren gegebene primäre Richtung der Spindel keineswegs immer die definitive ist. Es kommen Drehungen der Spindel vor, durch welche eine von der primären Lage bis zu 90° abweichende definitive Einstellung der Spindel gewonnen wird. Ein gutes Beispiel hierfür liegt uns in der oben an-

geführten Beobachtung von AUERBACH an Ascaris nigrovenosa vor. Das Centrosoma gelangt hier vermuthlich mit dem Spermakern in das Ei. Es rückt demselben voraneilend in der Eiaxe gegen den Mittelpunkt des Eis und theilt sich hier — der HEIDENHAIN'schen Regel folgend — derart, dass die beiden Tochtercentren senkrecht auf die Verbindungslinie der beiden Vorkerne, also in der Richtung der kleinsten Dimension des Zellkörpers (zur Eiaxe quer) auseinanderrücken. Erst secundär erfolgt, gleichzeitig mit der oben erwähnten Drehung der beiden Kerne, eine entsprechende Verlagerung der beiden Tochtercentren um 90°, so dass schliesslich die Spindel in die Richtung des grössten Durchmessers eingestellt wird. Eine ähnliche Beobachtung hat ZIEGLER an einem deformirten Echinidenei angestellt. Es wären hierher auch die Drehungen, denen die Richtungsspindeln unterliegen, zu rechnen. Wenn wir von letzterem Falle absehen und

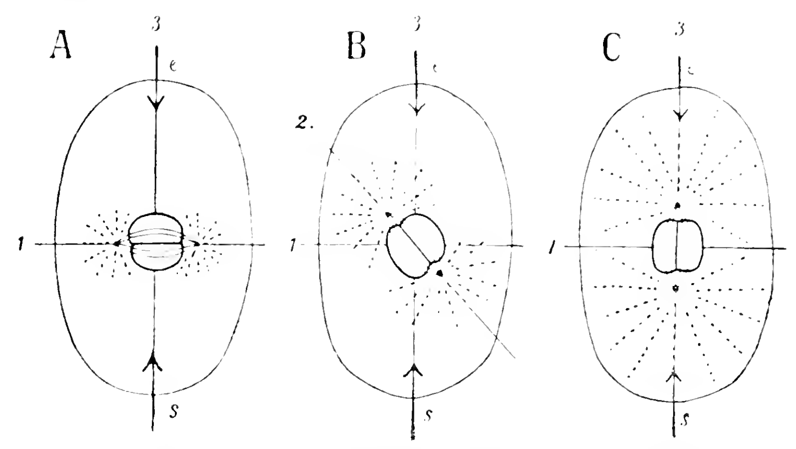


Fig. 90. *A—C* Drei Schemata des befruchteten Eis von Ascaris nigrovenosa, zur Verdeutlichung der Einstellung der Spindel. (Nach O. HERTWIG.) Die Pfeile *e* und *s* zeigen die Richtung an, in welcher sich Ei und Samenkern auf einander bewegt haben. (Vgl. Fig. 84.)

uns auf die Betrachtung des vom Ascarisei gewählten Beispieles beschränken, so können wir die Drehung der Spindel dahin erklären, dass mit der Einstellung der Spindel im queren Durchmesser eine Lage labilen, mit der Einstellung in der Längsaxe des Eies dagegen eine solche stabilen Gleichgewichtes gegeben ist. Die grössere Ausdehnung der Protoplasmamasse bestimmt die definitive Einstellung der Spindel, während für ihre erste Anlage die Lagerungsbeziehungen von Centrosoma und Kern maassgebend waren.

Es erscheint uns nicht möglich, über die Ursachen der Einstellung der Kernspindel derzeit Bestimmteres auszusagen, als in der oben citirten Aeusserung von ROUX formulirt ist. Es ergibt sich, dass Anziehungswirkungen zwischen dem Protoplasma und der Kernspindel thätig sind, die wohl in den Centren der Spindelpole ihren Angriffspunkt finden mögen, und dass die Spindel diesen Kräften folgend eine Lage des Gleichgewichtes einzunehmen sucht. Der Vergleich mit der Bestimmung der Lage einer Magnetnadel durch in ihrer Umgebung befindliche Eisentheilchen scheint uns die vorliegenden Ver-

hältnisse am zutreffendsten zu characterisiren. Die Lage der Spindel wird demnach durch die Vertheilung derjenigen Protoplasmamassen, welche auf sie eine Anziehungswirkung ausüben, bestimmt.

Es ist nicht gesagt, dass in allen Fällen das gesammte Protoplasma der Zelle an diesen Anziehungswirkungen betheiligt sein muss. Möglicher Weise erklärt sich ein Theil jener Fälle, welche der Hertwig'schen Regel als Ausnahmen gegenüberstehen, dadurch, dass nur ein Theil des Zellprotoplasmas an der Kerntheilung activ participirt. Es wäre dann die „Wirkungssphäre des Kerns" im Sinne Hertwig's eine mehr oder weniger eingeengte. Dies scheint z. B. bei der Bildung der Richtungskörperchen, sowie bei allen Processen von Zellknospung, vielleicht auch bei der Theilung der Teloblasten

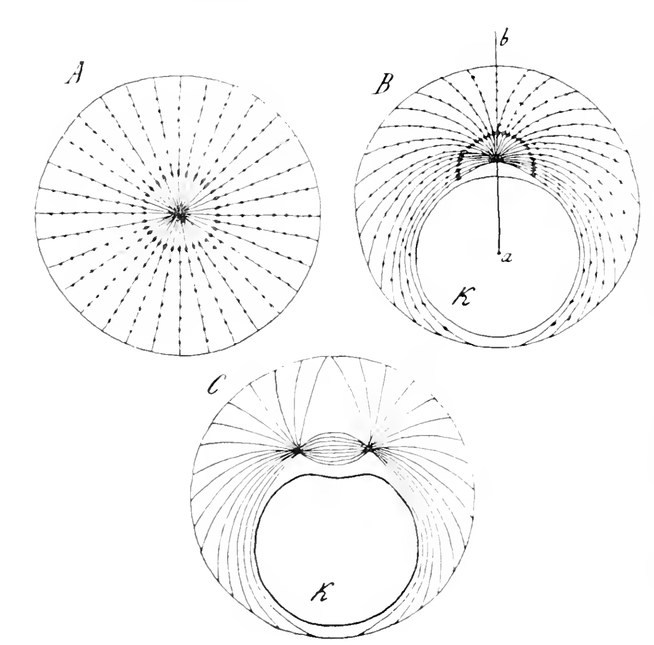


Fig. 91. Schemata nach M. Heidenhain, zur Veranschaulichung der Wirksamkeit des gespannten centrirten Fadenwerks (Mitoms) in der Zelle.

A Schema des centrirten Mitoms, wie es erscheinen würde, wenn es möglich wäre, den Kern aus der Zelle zu entfernen.

B Schema des Mitoms unter dem Einflusse des Kerns (nach Beobachtungen an Leucocyten).

C Schema der Vorgänge zu Beginn der Mitose.

k der Kern, *a*—*b* die Zellenaxe.

der Fall zu sein. Möglicher Weise findet auf diese Weise auch die Theilung der Cylinderzellen ihre Erklärung.

Neuerdings hat M. Heidenhain den Versuch gemacht, auf Grund bedeutsamer theoretischer Ueberlegungen die Einstellung der Kernspindel aus dem von ihm aufgestellten Spannungsgesetze herzuleiten. Nach Heidenhain ist der ganze Zellleib von einem System gespannter elastischer Fäden oder Radien (Fig. 91 *A*) durchzogen, deren eines Ende an der oberflächlichen Rinde des Plasmakörpers, das andere an dem Centrosoma inserirt. Die peripheren Insertionspunkte aller dieser Fäden haben von einander gleiche Abstände. Sämmtliche Radien sind dynamisch gleichwerthig. Sie haben alle absolute gleiche Länge. Denkt man sich die Radien völlig entspannt, so würden sie alle gleich lang sein. Zwei Radien, welche durch Dehnung auf die gleiche Länge gebracht sind, stehen unter gleicher Spannung. Der Zellkern ist zwischen diese Radien wie ein Fremdkörper eingeschoben (Fig. 91 *B*). Demzufolge wird durch die relative Grösse des Kerns nicht bloss die Lage des Kerns, sondern

auch die des Centrosomas in der Zelle bestimmt. Theilt sich das Centrosoma, so müssen die Tochtercentren, dem Zuge der Fäden folgend, in paratangentialer Richtung (Fig. 91 *C*) auseinanderrücken. Die primäre Lage der Spindel ist also stets senkrecht auf eine durch den Mittelpunkt des Kerns und des Centrosomas gehende Axe (Zellenaxe nach HEIDENHAIN). Eine grosse Zahl von Erscheinungen des Zellenlebens und besonders der Mitose lassen sich unter diesen Annahmen befriedigend erklären. Aber es scheint uns, dass die oben erwähnten Drehungen der Spindel im Widerspruche zu diesen Annahmen stehen, wie denn schon ZIEGLER auf die Bedeutung dieser Drehungen besonders hingewiesen hat. Die von SACHS für die Theilungsrichtung der Zellen in pflanzlichen Geweben aufgestellten Regeln (Princip der rechtwinkligen Schneidung der Theilungsflächen), welche in den Werken von O. HERTWIG und E. B. WILSON genauere Berücksichtigung erfahren haben, seien hier nur in kurzem erwähnt. Sie lassen sich im Allgemeinen als Ausdruck eines Specialfalles der zweiten HERTWIG'schen Regel betrachten. Es kommt ihnen aber ein gewisses Interesse deshalb zu, weil sich aus ihnen eine auffallende Abhängigkeit der Anordnung der Zellgrenzen von der Gesammtgestalt des in Theilung begriffenen Gebildes ableiten liess. Auf die Wichtigkeit der in Folge der SACHS'schen Regel sich ergebenden trajectoriellen Anordnung der Zellgrenzen haben zuerst RAUBER und nach ihm Andere hingewiesen.

Litteratur.

Vgl. die im vorhergehenden Abschnitte angeführte Litteratur u. ausserdem:

Bergh, R. S. *Vorlesungen über allgemeine Embryologie. Wiesbaden. 1895.*

Heidenhain, M. *Neue Untersuchungen über die Centralkörper und ihre Beziehungen zum Kern- und Zellprotoplasma. Arch. f. Micr. Anat. 43. Bd. 1894.*

Heidenhain, M. *Discussion zu Ziegler: „Ueber Furchung unter Pressung." Verh. Anat. Gesellsch. 8. Versamml. Strassburg. 1894.*

Heidenhain, M. *Cytomechanische Studien. Arch. f. Entw.-Mech. I. Bd. 1895.*

Jennings, H. S. *The Early Development of Asplanchna Herrickii De Guerne. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. Vol. 30. 1896.*

Zur Strassen, O. *Entwicklungsmech. Beobacht. an Ascaris. Verh. deutsch. Zool. Gesellsch. Juni 1895.*

Zur Strassen, O. *Embryonalentwicklung der Ascaris megalocephala. Arch. f. Entw.-Mech. 3. Bd. 1896.*

e) Aenderungen der Gestalt der Zelle bei der Zelltheilung.

Wenn — wie wir dies in den obigen Auseinandersetzungen vorausgesetzt haben — die Gestalt der Zelle eine fixe ist, so werden sich die zwischen Zellkörper und Spindel wirksamen Anziehungskräfte nur durch Beeinflussung der Lage der Spindel äussern können. Anders ist es jedoch, wenn die Gestalt des Zellkörpers selbst Aenderungen erleiden kann, was von der Adhäsion der Zelloberfläche an umgebende Bildungen, von der Verschiebbarkeit der Protoplasmatheilchen unter einander etc. abhängt. In diesen Fällen muss der Zellkörper während der Mitose eine Aenderung seiner Gestalt erfahren. Schon oben haben wir auf die Ballung des Protoplasmas, welche bei der Theilung von Blastomeren von Ostrea virginiana und Nassa mutabilis zu beobachten ist, sowie auf die Abrundung von Cylinderepithelzellen während der Theilung hingewiesen. Man kann es an kugeligen Zellen

z. B. bei Heliozoen (Fig. 92) sehr deutlich beobachten, dass sich der Zellkörper während der Theilung im Sinne der Spindel verlängert. Hier wird also erst secundär eine Gestalt der Zelle hergestellt, welche es ermöglicht, dass sich dieselbe in einer kleinsten Fläche theilen kann, worauf neuerdings besonders HEIDENHAIN hingewiesen hat. In ähnlicher Weise hat auch JENNINGS nach seinen Erfahrungen an Asplanchna die Abhängigkeit der Gestalt der Zelle von der Richtung der in ihr enthaltenen Spindel betont, während nach ihm die Form der Zelle ohne nachweisbaren Einfluss auf die Lage der Spindel sei.

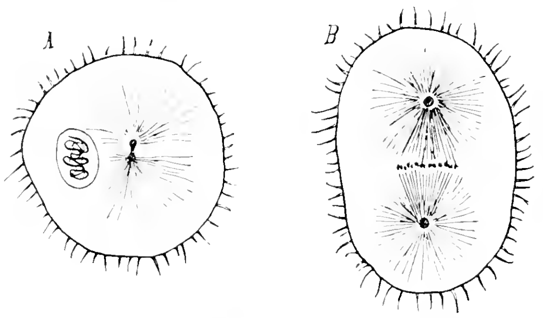


Fig. 92. *A*, *B* Mitotische Theilung bei Heliozoen (Acanthocystis aculeata). Nach SCHAUDINN.

f) Bestimmung der Richtung der ersten Furche. Ueber die Zeit und Ursache der Bestimmung der Axenverhältnisse des befruchteten Eis.

Wir haben im vorhergehenden Abschnitt gesehen, dass die Theilungsrichtungen bei den auf einander folgenden Acten des Furchungsprocesses und somit das Bild der Furchung als Ganzes in vielen Fällen durch die Gestalt der Blastomere, sowie durch die Lage des Kernes in denselben und durch die Vertheilung verschiedenartiger Substanzen in ihrem Zellplasma bestimmt werden. Dass wir hiermit nur einen Theil der die Furchung bedingenden Factoren kennen gelernt haben, ist bereits von verschiedenen Seiten bemerkt worden.

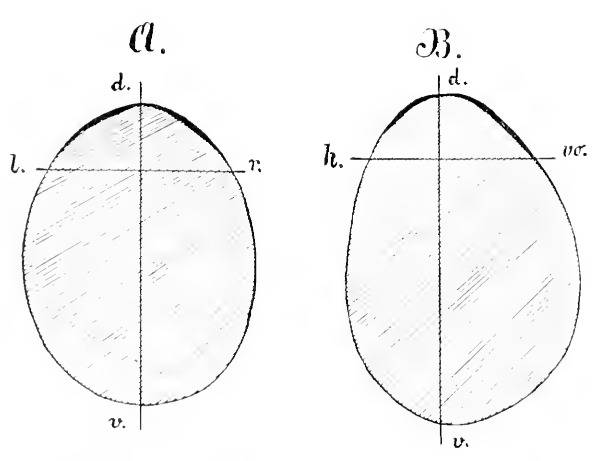


Fig. 93. *A* und *B* schematische Längsschnitte durch das Ei von Loligo pealii. (Nach WATASE.)

Der Schnitt der Fig. *B* ist in der Medianebene, derjenige der Fig. *A* in der darauf senkrechten Richtung, entsprechend der Längsaxe *d-v* geführt. Die schwarze Linie im Umkreis des Eis stellt das Bildungsplasma dar, während der Nahrungsdotter durch die Schraffirung angedeutet wird.

d Dorsalseite, *v* Ventralseite, *h* hinten, *vo* vorn, *l* links, *r* rechts.

Da bei der Furchung die speciellen Bedingungen, durch welche die Richtung der Theilung bestimmt wird, durch

die vorhergehende Theilung (sowie durch etwaige inzwischen erfolgte Verschiebungen der Blastomere etc.) gegeben werden, so ist es von besonderem Interesse, die Ursachen, durch welche die Richtung der ersten Furche bestimmt wird, zu untersuchen.

Es unterliegt keinem Zweifel, dass diese Richtung in vielen Fällen durch Gestaltungs- und Structurverhältnisse bestimmt wird, welche bereits im unbefruchteten Eie präformirt erscheinen. Als Beispiel hierfür mag das Ei der Cephalopoden und speciell das von WATASE genauer untersuchte Ei von Loligo dienen (Fig. 93). An dem länglich-ovalen Eie dieser Form kann man sowohl durch die

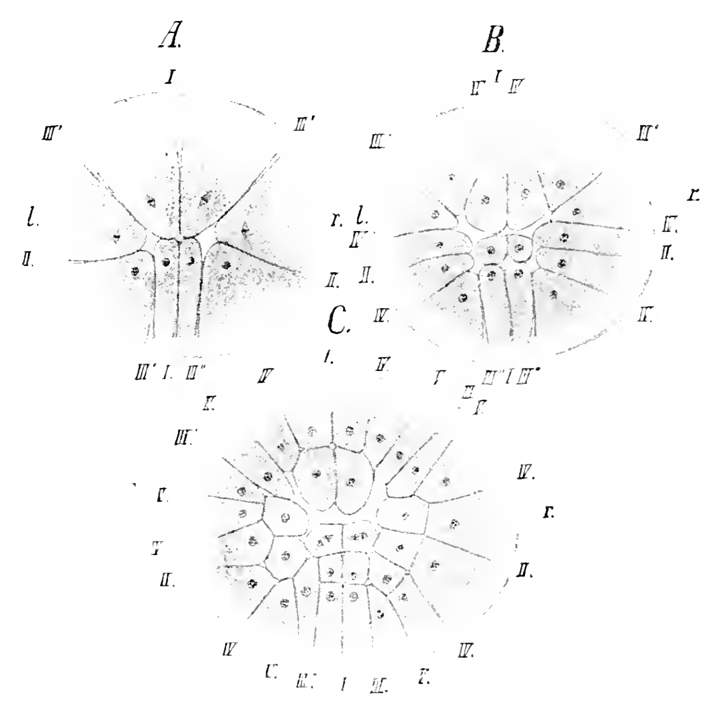


Fig. 94. *A—C* Drei auf einander folgende Furchungsstadien der Keimscheibe von Sepia officinalis (nach VIALLETON), den bilateral-symmetrischen Furchungstypus zeigend.

l linke, *r* rechte Seite. I—V Richtung der ersten bis fünften Meridionalfurche.

Gesammtgestalt als auch durch die Ausbreitung der Keimscheibe eine deutliche bilateral-symmetrische Vertheilung der Massen ausgeprägt sehen (Fig. 93 *A B*). Während ein Frontalschnitt (Fig. 93 *A*) die symmetrische Vertheilung der Dottermassen und eine nach rechts und links (*r l*) gleichmässige Ausbreitung der dem animalen Eipole aufruhenden Keimscheibe zeigt, bemerken wir an einem Medianschnitte (Fig. 93 *B*) eine stärkere Abplattung der einen (hinteren) und beträchtlichere Vorwölbung der entgegengesetzten (vorderen) Eiseite, entsprechend welcher auch die Keimscheibe weiter herabreicht (bei *v o*). Durch diese bilateral-symmetrische Vertheilung der Massen im reifen, noch unbefruchteten Eie von Loligo ist nicht nur die Lage

der ersten Furche bestimmt, welche stets mit der Medianebene des Eis zusammenfällt (wie denn auch die späteren Furchungsstadien dieser Formen stets den bilateral-symmetrischen Typus erkennen lassen, vgl. Fig. 94), sondern es erscheinen hierdurch auch bereits die Körperaxen des aus der Keimscheibe hervorgehenden Embryos fix bestimmt.

Aehnliche Fälle von präformirten Structurverhältnissen im noch unbefruchteten Eie scheinen im Thierreiche weit verbreitet zu sein. So gibt z. B. Nuel für Petromyzon Planeri an, dass eine Verschiedenheit in der Grösse der Dotterkörner am unbefruchteten Ei dieser Thiere die Stelle erkennen lasse, an welcher die Rückenfurche zur Anlage gelangen solle. Ebenso ist bei den meisten Insecten-Eiern eine deutliche bilateral-symmetrische Massenvertheilung zu erkennen, durch welche die Lage des späteren Keimstreifs bestimmt wird. Im Grunde sind hier zwei Beziehungen auseinander zu halten: 1. Die Fixirung im Ei von Bedingungen, welche über den Furchungstypus und speciell über die Richtung der ersten Furche entscheiden, und 2. die Fixirung von Bedingungen, durch welche die Axenverhältnisse des Embryos und die Lage seiner hauptsächlichsten Organe bestimmt wird. Streng genommen haben wir hier nur von den Beziehungen der ersteren Kategorie zu sprechen, während die der zweiten Kategorie bereits in dem Abschnitte über das Determinations-Problem behandelt worden sind.

In so weit nun jene Structuren, durch welche die erste Theilungsrichtung bestimmt wird, bereits im reifen Eie vorgebildet erscheinen (wie dies bei Loligo der Fall ist) werden wir bezüglich ihrer ersten Entstehung auf die Entwicklung des heranreifenden Eis, also auf jenen Zeitabschnitt, der von Roux als Vorentwicklung zusammengefasst worden ist, verwiesen, und es wird Aufgabe specieller Untersuchungen sein, zu erforschen, ob vielleicht die Richtung, aus welcher die heranreifende Eizelle ihre Nahrung bezieht (wie Korschelt dies vermuthungsweise geäussert hat) oder andere derartige Beziehungen auf das bestimmt gerichtete Entstehen der genannten Structuren von Einfluss ist.

Es scheint ein weit verbreitetes Vorkommnis zu sein, dass schon im reifen, aber noch unbefruchteten Ei durch präformirte Verhältnisse des Baues über die Richtung der ersten Furche entschieden wird. An den typischen telolecithalen Eiern (z. B. der Anneliden und Mollusken) ist durch die Art der Vertheilung des Nahrungsdotters, durch die excentrische Lage des Kernes und durch die Ansammlung von Protoplasma in der Region des animalen Poles die primäre Eiaxe gekennzeichnet, welche dadurch zur Furchungsaxe wird, dass die beiden ersten auftretenden Furchen in auf einander senkrecht stehenden Meridionalebenen liegen, deren Durchschnittslinie mit der Eiaxe zusammenfällt. Durch die Eiaxe ist allerdings bloss eine Richtung im Ei gekennzeichnet. Die Entscheidung darüber, welche von den zahlreichen Ebenen, die man sich durch die Eiaxe in meriodionaler Richtung gelegt denken kann, schliesslich zur Ebene der ersten Furche wird, scheint in vielen Fällen auch hier durch feinere, unserem Beobachten oft nicht zugängliche Structurverhältnisse des unbefruchteten Eies gegeben zu sein. In anderen Fällen scheint jedoch der Meridian, in welchen die erste Furche zu liegen kommt, durch die Befruchtung selbst bestimmt zu werden.

Nach dieser Richtung sind Experimente, welche ROUX am Froschei mit künstlich localisirter Befruchtung angestellt hat, von besonderer Bedeutung. Im Froschei fällt die Furchungsaxe normaler Weise mit der primären Eiaxe zusammen. Letztere ist durch die ungleichmässige Vertheilung der Dottersubstanzen und die excentrische Lage des Eikernes nach Art der telolecithalen Eier gekennzeichnet. In Folge des höheren specifischen Gewichtes der in der vegetativen Hälfte überwiegenden Nahrungsdottersubstanzen pflegt sich bei unbehinderter Beweglichkeit des Eis innerhalb der Gallerthüllen die Eiaxe vertical oder annähernd vertical (etwas schräg) einzustellen (vgl. diesbezüglich o. p. 12). Nach O. HERTWIG und BORN dringen die Samenkörperchen nur in der schwarzen Parthie der Eirinde ein, und es ist zu vermuthen, dass sie die Eirinde um so leichter durchdringen, je mehr ihre Eintrittsstelle dem animalen Pole genähert ist. Wenn man daher dafür sorgt, dass in einem beliebig gewählten Meridian die Samenkörperchen rascher nach oben in die Nähe des animalen Poles gelangen können als in der übrigen Peripherie des Eis, so ist die Wahrscheinlichkeit vorhanden, dass die Befruchtung in diesem Meridian vollzogen wird. ROUX setzte Froscheier in normaler Lage, d. h. mit verticaler Eiaxe auf eine Glasplatte auf und legte an jedes derselben einen feinen Seidenfaden längs eines senkrechten Meridianes derart an, dass derselbe bis in die Nähe des animalen Poles reichte. Es wurde sodann von unten etwas Samen zugesetzt. ROUX beobachtete, dass in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle die erste Furche vollständig oder doch annähernd in die Ebene dieses beliebig gewählten Befruchtungsmeridians fiel.

Bei normaler Entwicklung fällt die erste Furche mit der Meridianebene des später sich entwickelnden Embryos zusammen. Der animale Pol entspricht nach der Auffassung von PFLÜGER, ROUX und O. HERTWIG der Mitte der späteren Ventralseite, der vegetative Pol dagegen der Dorsalseite des Embryos. Jene Meridianhälfte, in welcher das Samenkörperchen eingedrungen ist (die Befruchtungsseite des Eies) wird zur späteren caudalen Seite, die entgegengesetzte Hälfte zur cephalen Seite des Embryos (vgl. diesbezüglich die Correctur von KOPSCH o. p. 90).

Bei Rana esculenta, bei welcher sich die Eiaxe des befruchteten Eis etwas schräg einstellt (nicht vollkommen vertical, wie bei Rana fusca), entspricht die höchste Stelle des in der Ansicht von oben sichtbaren weissen Halbmondes der späteren cephalen Seite des Embryos. Die entgegengesetzte Meridianhälfte (oder Eiseite) wird später zur caudalen, und in ihr befindet sich nach dem oben Gesagten die Sameneintrittsstelle. Es wird also in dem monaxonen Rotationskörper, welchen das Ei vor seiner Befruchtung darstellt, durch den Eintritt des Samenkörpers eine bilateral-symmetrische Massenvertheilung hergestellt, durch welche über das Rechts und Links und gleichzeitig über das Vorn und Hinten entschieden wird. Die unbefruchteten Eier von Rana esculenta und von R. fusca zeigen auch gewöhnlich eine Schiefstellung der Eiaxe, wenn ihnen durch Quellung der Gallerthülle ihre Bewegungsfähigkeit gewahrt bleibt. Aber diese Einstellung wird erst nach erfolgter Befruchtung durch die definitive ersetzt, indem die Eier von Rana fusca sich mit ihrer Eiaxe meist senkrecht einstellen, die Eier von Rana esculenta dagegen etwas schräg, wobei — wie man nach Ver-

suchen von Roux vermuthen darf — durch eine Rotation der Eier um ihre Axe der Befruchtungsmeridian in die Verticale eingestellt wird.

Der Weg, welchen der männliche Vorkern im Inneren des Eis zurücklegt, ist bei Froscheiern leicht zu erkennen an der von Bambeke zuerst beobachteten Pigmentstrasse, welche derselbe cometenartig hinter sich herzieht. Normaler Weise muss diese Pigmentstrasse nach ihrer ganzen Länge mit der ersten Furche zusammenfallen (Fig. 95 *A*). In einigen Ausnahmsfällen dagegen konnte man bemerken, dass die erste Furche nicht durch die Sameneintrittsstelle ging. In diesen Fällen aber verlief sie parallel zur Pigmentstrasse (Fig. 95 *B*). Von grösserer Wichtigkeit war die Beobachtung, dass die Pigmentsstrasse meist einen mehr oder weniger geknickten Verlauf erkennen lässt, so dass man an ihr zwei Abschnitte: die Penetrationsbahn und die Copulationsbahn unterscheiden konnte. Wenn nun — wie dies manchmal vorkommt — die beiden Theile der Bahn nicht derselben Meridianebene angehören, so fällt die Ebene der ersten Furche in die Copulationsbahn oder in eine zu derselben parallele Richtung (Fig. 95 *C*). Es ergibt sich daraus, dass

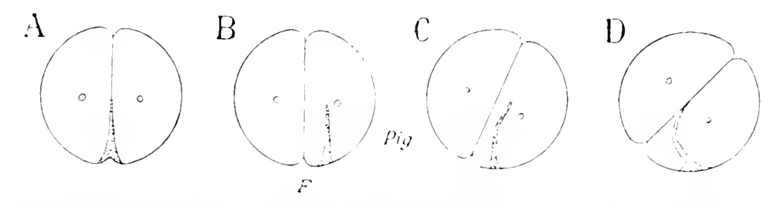


Fig. 95. Schemata nach Roux, das Verhalten der Pigmentstrasse (punctirt) zur Richtung der ersten Theilung beim Froschei betreffend.

In *A* fällt die Pigmentstrasse mit der ersten Furche zusammen, in *B* ist sie parallel zu derselben, in *C* ist die erste Furche parallel zur Copulationsbahn, in *D* fällt sie mit dem letzten Stück derselben zusammen. (Aus O. Hertwig, Zeit- und Streitfragen.)

für die symmetrische Vertheilung der Massen die Copulationsbahn von ausschlaggebender Bedeutung ist.

Von Interesse sind auch Versuche von Roux, bei denen Eier mit schräg gestellter Eiaxe in Zwangslage gehalten und localisirt befruchtet wurden. War die Neigung der Eiaxe eine geringe (bis zu 20 ^{0} betragende), so zeigte sich häufig auch hier die Copulationsrichtung als ausschlaggebend für die Richtung der ersten Furche. Es war in diesen Fällen eine nachträgliche Umordnung oder Umarbeitung der Pigmentvertheilung symmetrisch zur Ebene der ersten Theilungsrichtung zu bemerken. Bei stärkerer Neigung der Eiaxe dagegen war ein Einfluss der Copulationsbahn auf die Vertheilung der Dottermaterialien nicht direct zu bemerken. Hier liegt die Medianebene des Embryos stets in dem durch die schräg gestellte Eiaxe gehenden, verticalen Meridian. Es ist dies darauf zurückzuführen, dass durch die von Born beobachteten Strömungen im Innern des Eis, durch welche der braune plasmareiche Dotter nach oben gebracht wird, während der schwerere Nahrungsdotter an der entgegengesetzten Eiseite absinkt, eine bilateral-symmetrische Vertheilung der Massen erzeugt wird, für welche der durch die Eiaxe gehende verticale Meridian die Medianebene darstellt. In diesem Falle liegt die erste Furche entweder in dieser Meridianebene oder noch häufiger (in der grössten Zahl der Fälle) in der

darauf senkrecht stehenden, verticalen Ebene, also quer. Roux fasst dies als einen Anachronismus der Furchung auf, indem hier die zweite Furche vor der ersten ausgebildet werden soll. Das Ueberwiegen der queren Theilungsrichtung mag darauf zurückzuführen sein, dass die beiden Vorkerne von der Strömung erfasst und weitergeführt werden, wobei ihre schliessliche Copulationsrichtung eine mehr oder weniger quere Lage haben muss. Im Allgemeinen kann man sagen, dass bei stark schräger Zwangslage die durch dieselbe hervorgerufene symmetrische Vertheilung der Dottermaterialien über die Richtung der ersten Furche entscheidet.

Den Angaben von Roux, betreffend die Bestimmung der Richtung der ersten Furche beim Amphibienei, ist neuerdings O. Schultze entgegengetreten, welcher vermuthet, dass diese Verhältnisse, sowie die Copulationsbahn des Spermatozoons durch Structurverhältnisse des Eis bestimmt seien. Es würde dann die Bestimmung hierüber schon in die Periode der Vorentwicklung fallen. Vgl. hierzu die von Roux gegen Schultze veröffentlichte Berichtigung.

Es fehlt nicht an Angaben, dahin gehend, dass die Eintrittsstelle des Samenkörperchens auch bei anderen Formen den Meridian der ersten Furche bestimmt. Nach Wilson und Mathews ist dies bei Seeigeln (*Toxopneustes variegatus*) der Fall, und nach Castle bei *Ciona intestinalis*, wo auch, wie beim Frosch, durch die Befruchtungsseite das Caudalende des Embryos determinirt wird.

In den angeführten Fällen handelt es sich um die Bestimmung der Nebenaxen des Embryos, und zwar zunächst der Nebenaxen des sich furchenden Eis. Die Frage nach dem Vorhandensein causaler Beziehungen der durch die Furchung zum Ausdrucke kommenden Symmetrieverhältnisse zu denen des späteren Embryos ist bereits oben (p. 87) behandelt worden. Wir haben uns jetzt mit der Frage zu beschäftigen, durch welche Factoren die an den Furchungsstadien zu erkennende, vom animalen zum vegetativen Pole gehende Hauptaxe nach ihrer Richtung und nach der Qualität ihrer Pole bestimmt wird. Bei vielen telolecithalen Eiern (z. B. der Anneliden und Mollusken), bei welchen die Furchungsaxe mit der primären Eiaxe übereinstimmt, scheint dieselbe bereits im unbefruchteten Ei durch bestimmte Structurverhältnisse präformirt zu sein. Dasselbe ist beim Froschei der Fall, wo aber das eigenartige Verhalten zu beobachten ist, dass die auf die Herstellung der primären Eiaxe gerichtete Structur in Folge des ungleichen specifischen Gewichtes der verschiedenen Dottersubstanzen durch den Einfluss der Schwerkraft erhalten resp. nach Störungen wieder hergestellt wird.

Bei zahlreichen telolecithalen Eiern beobachtete man, dass die Richtungskörperchen am animalen Pole ausgestossen werden. Schon der Name „Richtungskörperchen" deutet darauf hin, dass man in diesem Verhalten eine bestimmte Gesetzmässigkeit zu erkennen glaubte. Es könnte sich hier um die Frage handeln, ob durch den Ort der Bildung der Richtungskörperchen die Lage der primären Eiaxe resp. der Furchungsaxe bestimmt wird, oder ob andererseits die bereits präformirte Eiaxe auf den Ort der Ausstossung der Richtungskörperchen bestimmenden Einfluss nimmt. Verschiedene Angaben deuten aber darauf hin, dass hier überhaupt keinerlei durchgreifende Gesetzmässigkeit vorliegt. Castle hat bei *Ciona intestinalis* in Uebereinstimmung mit Seeliger beobachtet, dass die Richtungskörperchen an dem dotterreichen vegetativen Pole ausgestossen werden,

welcher der späteren Rückenseite des Embryos entspricht, ein Verhalten, das mit Rücksicht auf das entgegengesetzte des nahe verwandten Amphioxus von Bedeutung ist. Bei Cyclops soll nach Häcker die Lage der Richtungskörperchen mit Rücksicht auf die Axe der ersten Furchungsspindel überhaupt variiren, und ähnlich scheint sich nach Boveri Ascaris zu verhalten. Bei den Insecten-

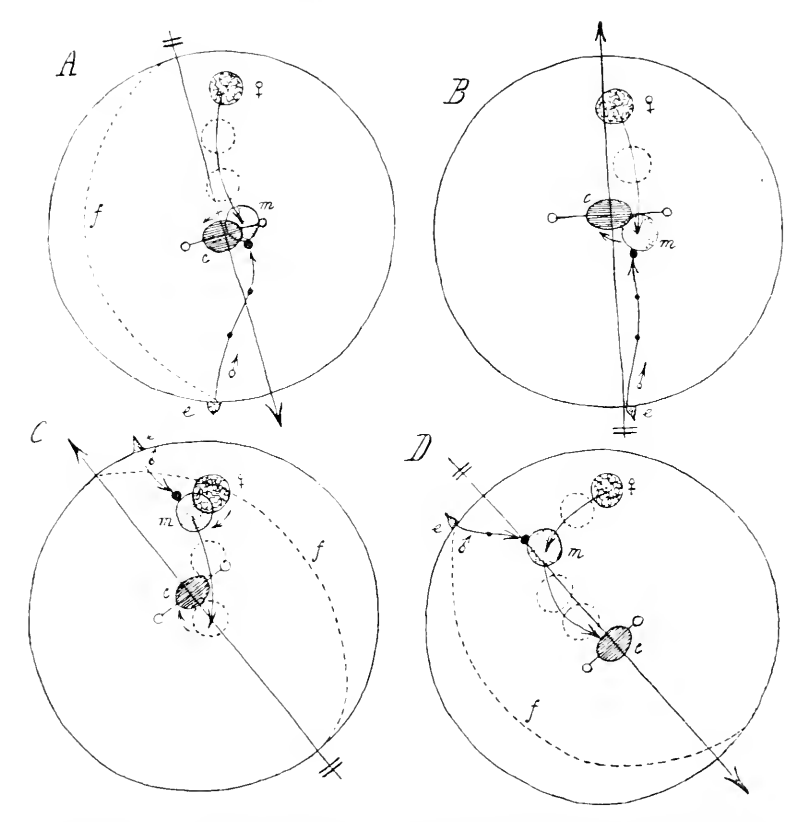


Fig. 96. *A—D* Vier Schemata, die Richtungsbeziehungen bei der Befruchtung und Furchung von Toxopneustes andeutend. (Nach Wilson und Mathews.)

Die ursprüngliche Lage des Eikerns zeigt ein Kreis mit Kernnetz (♀). *e* Eintrittsstelle des Spermatozoons (Empfängnisshügel). *m* Vereinigungspunct der beiden Vorkerne (der männliche Pronucleus punctirt). *c* erster Furchungskern in definitiver Lage (schraffirt), die ihn durchquerende Linie gibt die Lage der Furchungsspindel. Die gebogenen Pfeile deuten die Richtung der Wanderung der Vorkerne an. Die verschiedenen Lagen des weiblichen Vorkerns bei dieser Wanderung sind durch punctirte Kreise angedeutet. Der gerade Pfeil bedeutet die Furchungsaxe; die Spitze des Pfeils ist dem Micromerenpol entgegengesetzt. Die punctirte Linie *f* gibt die Ebene der ersten Furche (in *B* vertical stehend, daher mit dem geraden Pfeil zusammenfallend).

eiern wechselt die Lage der Richtungskörperchen nach den verschiedenen Formen.

Von besonderem Interesse bezüglich der Frage nach den Ursachen der Bestimmung der Furchungs-Hauptaxe sind gewisse Beobachtungen von Wilson und Mathews an dem Ei von Toxopneustes variegatus geworden. Obgleich an dem befruchteten Echinidenei die

Vertheilung der Nahrungsdotterkörnchen eine mehr gleichmässige ist, so müssen wir demselben doch einen nach der Richtung der Hauptaxe deutlich differenzirten, polaren Bau, und ausserdem eine bilateral-symmetrische Vertheilung der Massen oder Structur zuschreiben. Letztere wird wahrscheinlich — wie wir oben (p. 201) gesehen haben — durch den Eintritt des Samenkörperchens erzeugt. In Bezug auf die Hauptaxe ist hervorzuheben, dass die primäre Eiaxe, gekennzeichnet durch die excentrische Lage des Keimbläschens und später (nach Ausstossung der Richtungskörperchen) durch die mit der ersteren ziemlich übereinstimmende Lage des Eikerns, nicht mit der späteren Furchungsaxe zusammenfällt und — wie aus der Abbildung Fig. 96 hervorgeht — in keiner bestimmten gesetzmässigen Relation zu derselben zu stehen scheint. Die Furchungsaxe wird durch die etwas excentrische Lage des ersten Furchungskernes gekennzeichnet; die Micromeren bilden sich an jenem Pole, von welchem der Furchungskern weiter absteht.

Wir stehen hier — wie die genannten Autoren und später Driesch hervorgehoben haben — vor zwei Möglichkeiten:

a) Die Lage des Furchungskerns ist abhängig von einer präformirten polaren Eistructur, welche aber die Lage des Keimbläschens und des weiblichen Vorkerns in keiner Weise beeinflusst. In diesem Falle würde die Richtung der Furchungsaxe schon vor der Befruchtung fixirt sein. Wir müssen streng genommen diese Richtung als primäre Eiaxe betrachten, wenngleich wir sie am unbefruchteten Ei nicht auffinden können. Die Lagebeziehungen des Keimbläschens, der Richtungskörperchen und des Eikernes wären dann von untergeordneter Bedeutung und gleichsam mehr zufällige. Oder

b) die durch die Furchungsaxe zum Ausdrucke kommende polare Eistructur wird erst durch die excentrische Lage des Furchungskerns inducirt. Dann wäre die genannte Structur keine präformirte, sondern durch Epigenesis erzeugt.

Driesch hat versucht, auf experimentellem Wege zwischen diesen beiden Möglichkeiten zu entscheiden.

Es sei hier zunächst (in Parenthese) erwähnt, dass Driesch die Furchung von Bruchstücken befruchteter Seeigeleier untersucht hat. Es wurden Eier von Echinus künstlich befruchtet, sodann von ihrer Membran befreit und zu einer Zeit, in der sich bereits der erste Furchungskern gebildet hatte (eine Stunde nach der Besamung) heftig geschüttelt, so dass sie in Bruchstücke zerfielen. Von diesen Bruchstücken furchten sich die mit Kernen versehenen ungefähr in gleicher Weise, wie wir dies oben (p. 113) für die isolirten Blastomere des Echinideneies angegeben haben, nämlich als Theilstücke eines ideellen Ganzen (Fig. 97 *C*—*E*), d. h. die Furchungsbilder liessen erkennen, dass ihnen zur Herstellung des normalen Stadiums ein bestimmter Theil (entsprechend der abgetrennten Eiportion) fehle. Es waren bei diesem Versuche, da die Absprengung von Eitheilen in den verschiedensten Richtungen vor sich gegangen war, die Furchungsbilder sehr verschiedene. Einzelne Bilder entsprachen vollkommen denen, die durch Isolirung erster Blastomere erhalten werden, d. h. sie stellten jene Hälfte des normalen Furchungsschemas dar, welche man erhält, wenn die Halbirungsebene die Richtung der ersten Furche einhält, also in die Furchungsaxe (Fig. 97 *C* u. *D*) fällt. Andere

Bilder repräsentirten mehr Theile der animalen (Fig. 97 *E*), andere solche der vegetativen Hälfte des normalen Furchungsschemas. Wieder andere liessen auf einen mehr schrägen Verlauf der Abtrennungsfläche schliessen. Durch diesen Versuch war der Beweis erbracht, dass der Furchungstypus durch eine ganz bestimmte, nach Haupt- und Nebenaxen geordnete Structur des Zellplasmas der befruchteten Eizelle bestimmt ist.

Zum Zwecke der Entscheidung über die oben angeführte Alternative musste derselbe Versuch mit Echinideneiern vor erfolgter Befruchtung vorgenommen werden. Beruht die excentrische Einstellung

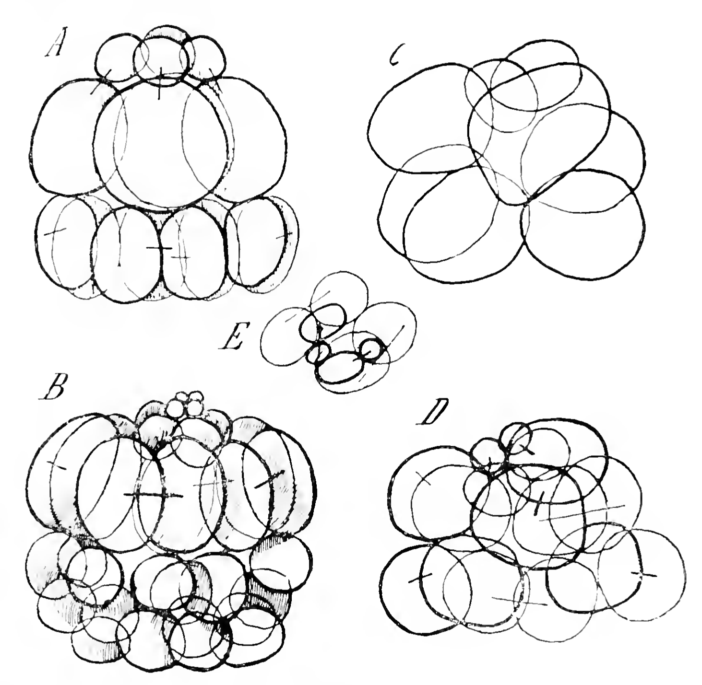


Fig. 97. Schemata zur Veranschaulichung der Angaben von Driesch über die Bruchstückfurchung befruchteter Echinus-Eier.
A normales 16-zelliges, *B* normales 32-zelliges Stadium.
C (gefurchtes Bruchstück) entspricht einer seitlichen Hälfte von *A*.
D (gefurchtes Bruchstück) entspricht einer seitlichen Hälfte von *B*.
E (gefurchtes Bruchstück) entspricht dem animalen Abschnitte von *D*.
(*C*, *D* und *E* nach Driesch.)

des ersten Furchungskernes in der Furchungsaxe auf einer bereits im unbefruchteten Eie präformirten Structur, so war zu erwarten, dass die Furchung derartiger nach der Absprengung befruchteter Bruchstücke des Echinideneis eine ähnliche Theilfurchung sein würde, wie wir sie für die oben angeführten Versuche mit befruchteten Eiern geschildert haben. Wenn dagegen die hier erhaltenen Furchungsbilder ein verkleinertes Abbild des normalen Furchungsschemas repräsentiren würden, so würde dies für die zweite Alternative sprechen, dass nämlich die axiale Structur des Eiplasmas durch den ordnenden Einfluss des excentrisch gelagerten Furchungskernes her-

gestellt werde. DRIESCH erhielt bei seinen Versuchen Stadien mit deutlicher Theilfurchung, und somit war — wenigstens mit grosser Wahrscheinlichkeit — für die Präformation der Hauptaxe entschieden.

Aus allen derartigen Eibruckstücken (sowohl solchen der ersteren als auch der letzteren Kategorie) konnten normale Pluteuslarven gezogen werden.

Hier ist ferner eine Beobachtung von ZIEGLER an Nematoden-Eiern (Diplogaster longicauda) anzuschliessen. Wie wir oben (p. 84) gesehen haben, steht die erste Furche in dem länglichen

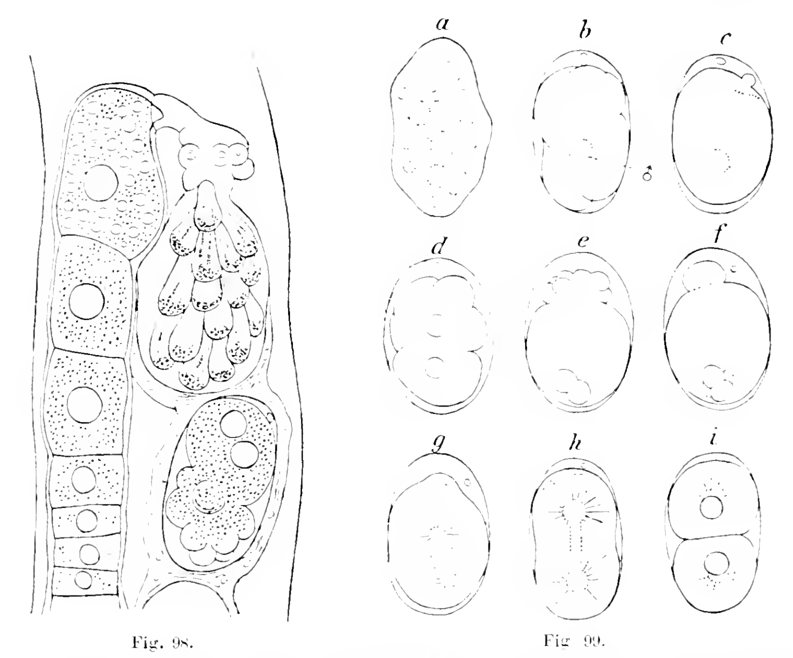


Fig. 98. Weiblicher Geschlechtsapparat von Diplogaster. Links Ovarium, rechts oben Receptaculum seminis mit keulenförmigen Spermatozoen erfüllt. Darunter Anfangstheil des Uterus mit einem befruchteten Ei.
(Nach ZIEGLER, aus HÄCKER, Praxis und Theorie der Zellenlehre.)

Fig. 99. Befruchtungsvorgänge am Ei von Diplogaster. *a* ganz junges Uterus-Ei mit Vacuolen und den beiden Geschlechtskernen, *b*—*c* Richtungskörperbildung, *d*—*f* Kerncopulation, *g* Einstellung der Spindel, *h*—*i* erste Theilung.
(Nach ZIEGLER, aus HÄCKER, Praxis und Theorie der Zellenlehre.)

Nematodenei quer (Fig. 99 *i*). Die Theilung ist aber nicht vollkommen äqual. Man kann eine etwas grössere, protoplasmareichere animale Zelle unterscheiden, welche ausschliesslich Ectoderm liefert, und eine etwas kleinere, an Nahrungsdotter reichere Zelle, von welcher das Entomesoderm und auch Theile des Ectoderms entstammen. Nach der Lage des Eis im Uterus (vgl. Fig. 98) unterscheidet man einen vorderen (dem Ovarium zugewendeten) und einen hinteren (gegen die Vagina gerichteten Eipol). Die Richtungskörperchen werden stets am vorderen Eipole ausgestossen. Die Vereinigung der beiden Vorkerne erfolgt häufig in der hinteren Hälfte des Eis,

manchmal aber auch in der vorderen. Die animale Zelle bildet sich immer aus jener Eihälfte, in welcher die Vereinigung der beiden Vorkerne nicht erfolgt ist. Der Pol der animalen Zelle entspricht dem vorderen Pole des Embryos. Hier stehen wir wieder vor den beiden oben für das Echinidenei angeführten Möglichkeiten. Während DRIESCH auch in diesem Falle präformirte Axenbeziehungen, denen sich die Kerne ihrer Lage nach einfügen, für wahrscheinlich hält, ist ZIEGLER geneigt, die Lage des Furchungskerns als das ursächliche Moment für die polare Differenzirung des Zelleibes zu betrachten. Allerdings sind die von ZIEGLER beobachteten Plasmaströmungen der Annahme einer präformirten Eistructur nicht gerade günstig. Eine Entscheidung nach der einen oder anderen Richtung lässt sich hier vorläufig noch nicht treffen.

Aehnlich verhält es sich in zwei weiteren Fällen, auf welche DRIESCH aufmerksam gemacht hat und welche sich auf Beobachtungen von CHUN am Ctenophorenei und von MAC MURRICH an Isopoden beziehen.

Im Allgemeinen können wir aussprechen, dass in vielen Fällen jene Structur, welche für die Richtung der ersten Furche und für die darauf folgenden Furchungsbilder maassgebend ist, bereits im unbefruchteten Ei präformirt ist. In diesen Fällen werden wir für die Zeit und Ursachen der Bestimmung dieser Verhältnisse auf das heranreifende Ei — also auf die Periode der Vorentwicklung — verwiesen. In einigen anderen Fällen scheint jedoch das ursächliche Moment für die Entstehung der genannten Structuren im Befruchtungs-Acte selbst gegeben zu sein.

Litteratur.

Castle, E. W. *The Early Embryology of Ciona intestinalis. Flemming (L.) Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. 27. Vol. 1896.*

Chun, C. *Monographie der Ctenophoren. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. I. 1880.*

Driesch, H. *Betrachtungen über die Organisation des Eis und ihre Genese. Arch. f. Entw.-Mech. 4. Bd. 1897.*

Häcker, V. *Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre. Jena. 1899.*

Kopsch, F. *Ueber das Verhältniss der embryonalen Axen zu den drei ersten Furchungsebenen beim Frosch. Intern. Monatsschr. Anat. Physiol. 17. Bd. 1900.*

Mac Murrich, J. P. *Embryology of the Isopod Crustacea. Journ. of Morphology. Vol. 11. 1896.*

Nuel, J. P. *Quelques Phases du développement du Petromyzon Planeri (1). Arch. de Biologie. Tome 2. 1881.*

Roux, W. *Beitr. z. Entw.-Mech. des Embryo. III. Ueber die Bestimmung der Hauptrichtungen des Froschembryo im Ei, und über die erste Theilung des Froscheis. Bresl. ärztl. Zeitschr. 1885. Ges. Abh. II. Nr. 20.*

Roux, W. *Beitr. etc. IV. Die Bestimmung der Medianebene des Froschembryo durch die Copulationsrichtung des Eikerns und des Spermakerns. Arch. f. Micr. Anat. 29. Bd. 1887. Ges. Abh. II. Nr. 21.*

Roux, W. *Berichtigung zur Arbeit O. Schultze's: Ueber das erste Auftreten der bilateralen Symmetrie etc. Arch. f. Entw.-Mech. 9. Bd. 1900.*

Schultze, O. *Ueber das erste Auftreten der bilateralen Symmetrie im Verlaufe der Entwicklung. Arch. f. Micr. Anat. 55. Bd. 1899.*

Seeliger, O. *Die Entwicklung der socialen Ascidien. Jen. Zeitschr. 18. Bd. 1885.*

Watase, S. *Studies on Cephalopods. I. Cleavage of the Ovum. Journ. of Morph. 4. Bd. 1891.*

Wilson, E. B., *and* **Matthews, A. P.** *Maturation, Fertilization and Polarity in the Echinoderm Egg. Journ. Morphol. Vol. 10. 1895.*

Ziegler, H. E. *Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge der Nematoden. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 60. Bd. 1895.*

4. Ursachen der Zelltheilung.

Aus den Beobachtungen an Protozoen geht hervor, dass durch reichliche Ernährung und Assimilation vermittelte Vermehrung der protoplasmatischen Bestandtheile der Zelle (assimilirendes Wachsthum) Zelltheilung verursacht. Die Zelltheilung erscheint uns in diesem Falle als eine Einrichtung zur Vermehrung der Oberfläche. Es liegt nahe, das Verhältniss der Oberfläche zur Masse für das Auftreten der Zelltheilung nach Erreichung einer bestimmten Körpergrösse verantwortlich zu machen. Bei der grossen Bedeutung, welche die Oberfläche einzelliger Wesen für die Respiration besitzt, werden wir bei der Erforschung der Ursachen der Zelltheilung vermuthungsweise auf Verhältnisse im Chemismus der Zelle verwiesen. Darauf deuten auch die Beobachtungen von Ziegler und Obolensky, nach denen Zellen des Leber- und Nierengewebes durch Einwirkung von Arsen und Phosphor zur Theilung angeregt werden.

Beobachtungen aus dem Gebiete der Pathologie lassen erkennen, dass auch bei den Metazoen und selbst den höchsten Formen gesteigerte Ernährung der Zellen die Zelltheilung begünstigt. Fast jede Reaction auf äussere Reize der verschiedensten Art (Verbrennung, Erfrierung, Continuitätstrennung, Einwirkung von Giften, Reizung durch Fremdkörper, Druck etc.) macht sich zunächst in der Form einer auf Zellvermehrung beruhenden Wucherung der betroffenen Gewebe geltend, welche anscheinend in gesteigerter Ernährung (durch vermehrte Blutzufuhr) ihre Ursache hat. Hierbei zeigt es sich jedoch, dass die Reactionsfähigkeit der verschiedenen Gewebe eine sehr verschiedene ist. Sie schwankt nicht nur nach der Art der Gewebe und der Thierformen, sondern auch nach den Alterszuständen der betreffenden Formen. Wir werden hierdurch auf eine innere (ererbte) Disposition der Zellen verwiesen, auf bestimmte Reize durch Zelltheilung zu antworten.

Uebrigens leiten uns schon die ausserordentlich complicirten Vorgänge der Mitose darauf hin, in der Zelltheilung ein vitales Phänomen oder eine Reihe vitaler Processe zu erblicken, deren Ablauf durch eine bestimmte Reizeinwirkung ausgelöst wird. Ueber die Natur dieser Reize wissen wir noch kaum in einem Falle etwas Bestimmtes auszusprechen. Wir wissen z. B. nicht anzugeben, durch welche Ursachen die einzelnen Theilungsacte während der Furchung ausgelöst werden. Der Frage nach den Ursachen der Theilung des ersten Furchungskerns — also nach der Einleitung des ganzen Entwicklungsprocesses überhaupt, sind neuere Untersuchungen näher getreten.

Wir müssen im reifen Ei eine zur Theilung vorbereitete Zelle erblicken, bei der es nur eines bestimmten Reizes bedarf, um die erste Theilung auszulösen. Dieser Reiz — im normalen Falle durch das eindringende Spermatozoon gesetzt — kann durch künstlich gesetzte Veränderung des umgebenden Mediums, also durch chemische Einwirkungen gegeben werden, wie aus den oben erwähnten (p. 65 ff.) Versuchen von R. Hertwig, Morgan, Dewitz, Loeb, Provazek über An-

regung unbefruchteter Eier zur Entwicklung durch chemische Einwirkungen hervorgeht.

Bedeutungsvoll nach dieser Richtung erscheint auch das Verhalten von Spermakernen, welche nach ihrem Eintritte in das Eiplasma zur Theilung angeregt werden, obgleich sie sich nicht mit dem weiblichen Vorkern vereinigt haben. Wie die Brüder Hertwig (vgl. p. 57) nachgewiesen haben, werden in Eiern, welche unter dem Einflusse von Reagentien polysperm befruchtet sind, auch jene Spermakerne, welche sich nicht mit dem Eikern vereinigt haben, zur Theilung angeregt. Dass es sich hier um eine ausschliessliche Einwirkung des Eiprotoplasmas auf den Spermakern (resp. auf das ihn begleitende Centrum) handelt, geht aus der Thatsache hervor, dass Spermakerne, welche in kernlose Eifragmente eingedrungen sind, das gleiche Verhalten zeigen. Die Theilung der Spermakerne findet aber nur dann statt, wenn es sich um vollkommen reife Eier handelt. Dagegen bleiben Spermakerne in unreifen Eiern (mit Keimbläschen) stundenlang vollkommen unverändert. Die ersten Anzeichen einer Einwirkung des Eiplasmas auf die Spermakerne waren an Eiern zu bemerken, welche den ersten Richtungskörper gebildet hatten. Es scheint hieraus hervorzugehen, dass durch den Process der Eireife das Eiplasma eine veränderte Beschaffenheit gewonnen hat, durch welche die Spermakerne zur Theilung angeregt werden.

In so weit es sich um die Ursachen der rhythmisch sich wiederholenden Theilungen der Furchungszellen handelt, nehmen Ziegler und Zur Strassen eine regelmässige Wiederkehr bestimmter innerer Zustände der Zelle an, welche mit der Zelltheilung abschliessen. Während der sogenannte Ruhe des Kerns durchläuft derselbe (resp. die ganze Zelle) einen Reifungsprocess, welcher durch die continuirliche Veränderung der Grösse und des Baues des Zellkerns kenntlich ist und nach dessen Abschlusse die Zelltheilung erfolgt. Es handelt sich bei diesem Reifeprocesse wohl hauptsächlich um durch Ernährung vermittelte Wachsthumsvorgänge der Zellkerne.

Litteratur.

Hertwig, O. u. **R.** *Ueber den Befruchtungs- und Theilungsvorgang des thierischen Eis unter dem Einfluss äusserer Agentien. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. 20. Bd. 1887.*

Wilson, E. B. *The cell in development and inheritance. New York. 1897. Sec. Ed. 1900.*

Ziegler, E. *Lehrbuch der allgemeinen pathologischen Anatomie und Pathogenese. 7. Aufl. Jena. 1892.*

Ziegler, H. E. *Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge der Nematoden. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 60. Bd. 1895.*

Zur Strassen, O. *Embryonalentwicklung der Ascaris megalocephala. Arch. f. Entw.-Mech. 3. Bd. 1896.*

5. Das Gesetz der zeitlichen Concordanz der Theilungen.

Wenn wir mit Ziegler und Zur Strassen annehmen, dass bei der Furchung der Eintritt der Zelltheilung durch den Abschluss eines die Periode der Ruhe des Kerns einnehmenden Entwicklungsprocesses der Zelle (vgl. oben) bedingt ist, und dass ferner die Dauer dieses Reifungsprocesses, also das Intervall zwischen je zwei auf einander folgenden Theilungen von irgend einer vererbten, in der Constitution der Zelle bedingten Eigenthümlichkeit abhängig ist, so

müssten sämmtliche einer bestimmten Generation angehörige Abkömmlinge einer Zelle im selben Momente in der gleichen Phase der Theilung sich befinden. Thatsächlich findet man häufig bei Furchungsstadien und Embryonen eine ausserordentlich auffallende zeitliche Konkordanz der Theilungsphänomene bei Gruppen gleichartiger, auf eine gemeinsame Urzelle zurückführbarer Zellen. So sieht man z. B. im Blastoderm der Insecten oft sämmtliche Kerne, oder doch die Kerne eines grösseren Bezirkes genau im gleichen Theilungsstadium.

Allerdings wird dies gesetzmässige Eintreten der Theilung zu bestimmter Zeit durch individuelle Schwankungen gestört. Dieselben werden bei Geschwisterzellen nur eine geringfügige Differenz der Theilungszeiten erzeugen können. Dagegen werden diese Schwankungen bei den Enkel- und Urenkelzellen einer gemeinsamen Stammzelle durch Summirung schon bedeutendere Abweichungen zu Tage fördern. Die zeitliche Concordanz zweier Furchungszellen ist abhängig von dem Grade ihrer Verwandtschaft (Zur Strassen).

Abgesehen von diesen individuellen und mehr zufälligen Schwankungen der Theilungszeiten finden sich aber auch typische Differenzen in den Theilungsenergien verwandter Zellgruppen des Embryos, welche Differenzen in einem gewissen Zusammenhang mit der prospectiven Bedeutung der Zellgruppen und ihrer morphologischen Differenzirung stehen, indem Zellen von gleicher Prospectivität auch gleiche Theilungszeiten aufweisen, während Zellen verschiedener Bestimmung auch hinsichtlich ihrer Theilungsenergie von einander abweichen. So kann man bei den Nematodeneiern (speciell bei Ascaris megalocephala nach den genauen Untersuchungen Zur Strassen's) erkennen, dass schon bei der ersten Zweitheilung zwei Blastomere gebildet werden, welche auf ihre Nachkommen verschiedene Theilungsenergien vererben, indem die Nachkommenschaft der oberen Furchungskugel (I) sich im Allgemeinen schneller entwickelt, als die der unteren (II). Die Nachkommen der oberen Furchungskugel liefern sämtlich Ectoderm; sie halten auch bei ihren Theilungen das gleiche Tempo ein. Anders die Nachkommen der unteren Kugel (II). Hier klüften sich die Zellen der Stomodaeum-Anlage rascher als die naheverwandten des Mesoderms, die Schwanzzellen schneller als die Geschlechtsanlage. Die Zellen des Schlundes und des Mesoderms schlagen sofort nach der ersten Theilung, welche sie sondert, ein verschiedenes Tempo ein und überliefern dasselbe unverändert auf ihre ganze prospectiv gleichwerthige Nachkommenschaft. „In jeder gesonderten Gruppe bleibt das einmal angenommene Tempo constant" (Zur Strassen.)

Es zeigt sich also, dass die im Laufe der Entwicklung fortschreitende Differenzirung der Zellen auch in ihren verschiedenen Theilungszeiten zum Ausdruck kommt. (Gesetz der differenten Theilungszeiten nach H. E. Ziegler).

Bei der Frage nach der Ursache dieser Erscheinung könnte man zunächst vermuthen, dass bei der ersten Zelltheilung, durch welche die Scheidung in zwei Gruppen mit differenten Theilungszeiten hervorgerufen wird, Kernsubstanz von verschiedener Theilungsenergie auf beide Tochterkerne in ungleicher Weise vertheilt wird, dass also

qualitativ ungleiche Kerntheilung die Differenz der Theilungszeiten hervorrufe, eine Annahme, der sich ZUR STRASSEN zuneigt. Es wäre dann zu fragen, warum in dem einen Falle die Kerne qualitativ ungleich, im anderen qualitativ gleich getheilt werden. Oder man könnte daran denken, dass die Kerne zweier Schwesterzellen ursprünglich von gleicher Beschaffenheit seien und im weiteren Verlaufe im Sinne der Epigenesis durch irgend welche „Inductionen" differenten Theilungsrhythmus acquiriren.

Litteratur.

Ziegler, H. E. *Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge der Nematoden. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 60. Bd. 1895.*

Zur Strassen, O. *Entwicklungsmechanische Beobachtungen an Ascaris. Verh. d. Deutsch. Zool. Gesellschaft. 1895.*

Zur Strassen, O. *Embryonalentwicklung der Ascaris megalocephala. Arch. f. Entw.-Mech. 3. Bd. 1896.*

6. Balfour'sche Regel, die Geschwindigkeit der Zelltheilung bei der Eifurchung betreffend.

Wir müssen im Anschlusse an das im vorhergehenden Abschnitt Behandelte darauf verweisen, dass bei zwei Kernen von gleicher Theilungsenergie die Theilungszeiten in Folge verschiedener zu überwindender Widerstände verschieden sein können. Als einen hierher zu beziehenden Factor hat BALFOUR die Vertheilung der Körnchen des Nahrungsdotters bei telolecithalen Eiern (mit inaequaler Furchung) auf Grund von Thatsachen der descriptiven Embryologie hervorgehoben. Nahrungsdottersubstanzen, welche dem Plasma eingelagert sind, verhalten sich wie eine inactive, der Plasmatheilung einen Widerstand entgegensetzenden Masse. Diese Thatsache hat durch die neueren Experimente von O. HERTWIG über die Abänderung des Furchungstypus der Amphibieneier unter dem Einflusse der Centrifugalkraft eine belehrende Illustration erfahren (vgl. oben p. 16). Je freier das active Plasma von derartigen, als Widerstände wirksamen Einschlüssen ist, um so grösser wird die Theilungsenergie der betr. Zelle sein. BALFOUR formulirte seine empirisch gefundene Regel folgendermaassen:

Die Schnelligkeit der Furchung in irgend einem Theile des Eis ist allgemein gesprochen proportional der Concentration des daselbst befindlichen Protoplasmas, während die Grösse der Segmente im umgekehrten Verhältniss zur Concentration des Protoplasmas steht.

Die angeführte Regel kennzeichnet nur die Wirksamkeit eines der Factoren, welche die Geschwindigkeit der Theilungen bestimmen, ohne auf die übrigen Rücksicht zu nehmen. Daher ist sie nicht ohne Ausnahmen. Es ist vielfach bemerkt worden, dass bei der Furchung der Turbellarien, Anneliden und Mollusken gerade die Zellen der dotterreichen Quartette den Zellen der kleineren Quartette in der Theilung vorauseilen. Aehnlich verhält es sich bei den Rotatorien. Es sind diesbezüglich die neueren Arbeiten von CHILD, JENNINGS, KOFOID u. A. einzusehen.

Litteratur.

Balfour, F. M. *Comparison of the early stages of development in Vertebrates. Quart. Journ. Micr. Sc. 1875.*

Balfour, F. M. *Handbuch der vergl. Embryologie. Deutsche Ausgabe. Jena. 1880. I. Bd. p. 91.*

Kofoid, C. A. *On some laws of Cleavage in Limax. Proceed. Amer. Academy. 1894.*

7. Der Rhythmus der Zelltheilung.

Durch auf einander folgende Zelltheilungen wird das durch Assimilation gewonnene plastische Material des wachsenden Embryos in gesonderte Elemente zerlegt. Zelltheilung liefert zunächst das Rohmaterial an Baustücken, aus welchem durch weitere Umbildungsprocesse (Veränderungen der Grösse der Elemente, ihrer Gestalt und Anordnung, histologische Differenzirung, Abscheidung von Intercellularsubstanzen etc.) die Organe des Embryos aufgebaut werden. So liefert zum Beispiel der Furchungsprocess das Material für die Zusammensetzung des Blastulastadiums, welches aber erst nach Eintritt besonderer, den epithelialen Zusammenschluss dieser Zellen bedingenden Veränderungen erreicht wird. Besondere Zelltheilungen bereiten das Material für die Mesenchymbildung etc. vor.

Da die ganze Entwicklung, in so weit sie sich in aufsteigender Linie bewegt, in Erzeugung neuer Zellen und Verwendung derselben zu bestimmten Zwecken besteht, muss der Rhythmus der Zelltheilungen in innigen Beziehungen zum Wachsthum des Körpers im Allgemeinen und zur Differenzirung seiner einzelnen Theile stehen. Ganz im Allgemeinen kann man sagen, dass in stark wachsenden Organen der Zelltheilungsprocess ein regerer ist als in langsam wachsenden.

Im Speciellen werden wir in jedem einzelnen Falle untersuchen müssen, ob die Erzeugung des Zellmaterials für eine bestimmte Organbildung und die specifische Art der Verwendung desselben Processe sind, welche gleichzeitig neben einander herlaufen, wie dies in vielen Fällen stattfindet, oder ob diese beiden Processe zeitlich getrennt sind. Es ist der Fall denkbar, dass sämmtliche Zellen für eine bestimmte Bildung erst durch Theilung vorbereitet werden, bevor sie weitere Veränderungen eingehen. So kann man z. B. aus dem Vorhandensein reichlicher Mitosen in einer Epithelschicht noch nicht ohne Weiteres auf gleichzeitige active Vergrösserung dieser Epithelschicht schliessen, wie dies bei dem Studium von Gastrulationsprocessen wohl gelegentlich geschehen ist. Die Dehnung der Epithelschicht, welche zur Invagination führt, kann auch erst später und aus anderen Ursachen erfolgen.

In causaler Beziehung würden wir uns die Frage vorzulegen haben, durch welche Ursachen die zur Erzeugung irgend eines Organs bestimmte Zellgruppe zu Theilungen zum Zwecke der Production des erforderlichen Zellmaterials angeregt wird, sowie die weitere Frage, worauf es zurückzuführen ist, dass diese Theilungen nach Erreichung eines bestimmten Zustandes (Stadiums) sistirt werden, um etwa später bei weiterem Auswachsen und fortschreitender Differenzirung des betreffenden Organs von Neuem einzusetzen. Wir sehen hier,

wie ein genaues Studium des Theilungsrhythmus von Bedeutung für die Erforschung causaler Bedingungen der Ontogenese werden kann. Die Frage, welche Momente Zelltheilung verursachen, hängt auf das Innigste zusammen mit der Frage, durch welche Ursachen eine Reihe aufeinander folgender Theilungen zum Abschluss gebracht wird. In diesem Zusammenhange hat Driesch diese Verhältnisse in einem Aufsatze über die Beendigung morphogener Elementarprocesse behandelt.

Bisher liegt nur wenig hierher Einschlägiges vor, wovon die originellen Untersuchungen Morgan's, welche durch Driesch eine kritische Beleuchtung erfahren haben, in erster Linie erwähnt seien. Morgan behandelte zunächst die Frage nach dem Abschluss des Furchungsprocesses bei Echiniden. Wenn dieser Abschluss durch Erreichung einer bestimmten Zellenzahl gegeben wäre, dann müssten Zwergblastulae, wie man sie aus Eibruchstücken oder aus isolirten Blastomeren aufziehen kann, die gleiche Zahl von Zellen aufweisen, wie die normalen Larven; die Zellen würden dann entsprechend kleiner sein müssen. Dieser Fall scheint nach einer Beobachtung von R. Zoja bei *Liriope mucronata* thatsächlich vorzuliegen. Bei *Liriope* furchen sich isolirte Blastomere des Zweizellenstadiums ($^1/_2$-Blastomere) wie das ganze Ei, und das daraus hervorgehende Delaminationsstadium ist das vollkommene verkleinerte Abbild der normalen Delamination. Da bei diesen Zwerglarven von dem isolirten Blastomer bis zur Erreichung des Delaminationsstadiums dieselbe Zahl von Theilungen nöthig ist, wie bei den normalen vom befruchteten Ei bis zum Eintritt der Delamination, und andererseits vor Isolirung des $^1/_2$-Blastomers auch schon eine Theilung abgelaufen ist, so folgt daraus, dass die Delamination bei den Zwerglarven aus $^1/_2$-Blastomeren von *Liriope*, wenn wir das befruchtete, ungefurchte Ei als Ausgangspunkt betrachten, um eine Theilung verspätet eintritt.

Es wäre aber auch denkbar, dass der Abschluss des Furchungsprocesses durch das Erreichen einer bestimmten minimalen Grösse der Furchungszellen gegeben wäre. Dann müssten Zwerglarven aus $^1/_2$-Blastomeren zu Ende der Furchung die Hälfte der normalen Zellenzahl aufweisen. Dieser Fall scheint nach Zoja bei den Medusen *Clytia* und *Laodice* vorzuliegen, wo die Zahl der Zellen in den Larven $^1/_1$, $^1/_2$, $^1/_4$, $^1/_8$ beim Beginn der Entodermbildung 1, $^1/_2$, $^1/_4$, $^1/_8$ der normalen Zellenzahl beträgt. Hier kommt also die bei *Liriope* beobachtete Verspätung des Eintritts der Entodermbildung um eine entsprechende Zahl von Theilungen nicht zur Beobachtung. Zoja hat diese Verspätung bei *Liriope* auf ein durch die Enge der Furchungshöhle gegebenes mechanisches Hinderniss zurückzuführen gesucht.

Nach Morgan besteht das Blastulastadium von *Sphaerechinus* in jenem Stadium, in welchem wir die Furchung als beendet betrachten können, und in welchem der histologische Character der Zellen durch epithelialen Anschluss geändert erscheint, aus ca. 500 Zellen. Bei *Echinus* beträgt die Zellenzahl ungefähr das Doppelte, nämlich 1000. Das mag damit zusammenhängen, dass nach einer Berechnung von Driesch die Eier von *Echinus* das doppelte Volum wie diejenigen von *Sphaerechinus* haben. Diese Thatsache würde darauf hindeuten, dass die Erreichung einer bestimmten Zellengrösse

oder nach Driesch „ein bestimmtes Zahlenverhältniss von Plasmavolum zu Kernvolum“ den Abschluss des Furchungsprocesses bedingt. Nach neueren Untersuchungen von Driesch beträgt die Zahl der Zellen in der Blastula von Echinus genau 808.

Nach Morgan besitzen Zwerglarven, welche aus isolirten 1/2-Blastomeren gezogen sind, ungefähr die Hälfte der normalen Zellenzahl, solche aus 1/4-Blastomeren zeigen meist 1/4 der normalen Zellenzahl und manchmal etwas mehr; dagegen überschreiten Zwergblastulae aus 1/8-Blastomeren die Zellenzahl, welche 1/8 der normalen ergiebt, gewöhnlich schon um ein Beträchtliches. Aehnlich verhalten sich Zwerglarven, welche aus Eibruchstücken (die durch Zerschütteln erhalten wurden) gezogen sind. Dieselben zeigen zwar nie die volle Normalzahl der betreffenden Species, aber die Zahl ihrer Zellen ist doch oft grösser, als man nach ihrem Volumen erwarten würde, und dementsprechend sind ihre Zellen auch kleiner als die normaler Larven. Morgan nimmt an, dass der Embryo zu seiner weiteren Entwicklung einer bestimmten Zahl von Zellen bedarf. Bei kleineren Zwerglarven wird oft das nothwendige Minimum an Zellen nicht erreicht, daher in diesem Falle mehr Zellen gebildet werden, als man nach dem Volum des zur Entwicklung gelangenden Theilstückes vorausgesetzt hätte. Dagegen wäre bei Larven aus 1/2- und 1/4-Blastomeren das Bedürfniss nach Vermehrung der Zellenzahl noch nicht vorhanden. Driesch stellt der Erklärung Morgan's eine andere entgegen, welche den verschiedenen Befunden gerecht zu werden sucht. Nach ihm ist die Zahl der Zellen, mit welcher der Furchungsprocess abschliesst, durch die Organisation der Eizelle bestimmt. Das Ei von Sphaerechinus ist auf die Production von 500 Furchungszellen eingestellt. So lange es diese Einstellung bewahrt, werden sich Bruchstücke oder isolirte Blastomere wie Theile des Ganzen verhalten. Es werden dann Larven aus 1/2-Blastomeren ca. 250 Zellen aufweisen. Anders jedoch, wenn im Laufe der Entwicklung dieser Zwergembryonen durch regulatorische Processe eine Umdifferenzirung oder Neueinstellung der Theile erfolgt, so dass der Embryo dann nicht mehr als Theilstück eines ideellen Ganzen, sondern als das verkleinerte Abbild des Ganzen zu betrachten ist. Dann muss eine Tendenz vorhanden sein, die Zahl der Furchungszellen der Normalzahl zu nähern.

Aehnliche Zählungen hat Morgan auch an Organen von Embryonen ausgeführt. Er glaubte sich überzeugt zu haben, dass für den Urdarm der Echinidenlarven eine bestimmte Zellenzahl normirt ist, welche annähernd auch dann eingehalten wird, wenn bei Zwerglarven die Gesammtzahl von Zellen hinter dem Normalen beträchtlich zurückbleibt. Diese Zahl sollte für Echinus ca. 100, für den Urdarm von Sphaerechinus ca. 50 Zellen betragen, also immer ungefähr 1/10 der gesammten Zellenzahl. Dagegen ist es nach Zählungen, welche Driesch an Echinidenlarven vorgenommen hat, eher wahrscheinlich, dass die Zahl der Urdarmzellen der Gesammtzellenzahl des betreffenden Embryos proportional ist. So beträgt die Zahl der Urdarmzellen in Zwergembryonen aus 1/2-Blastomeren von Sphaerechinus wahrscheinlich ungefähr die Hälfte der normalen. Zum gleichen Resultate gelangte Driesch für den Urdarm von Asterias glacialis, für die primären Mesenchymzellen der Echinidenlarven, für die Chordazellen von Ascidienlarven, und er glaubte auch die Resultate, welche

Morgan an Zwerglarven von Amphioxus erhalten hatte, im gleichen Sinne deuten zu dürfen. Zwerglarven aus isolirten 1/2-Blastomeren von Amphioxus haben ungefähr die halbe Zahl von Darmzellen, solche aus 1/4-Blastomeren weisen 1/4 der normalen Zellenzahl im Darm auf. Aehnliche Zählungen hat Herlitzka an kleinen Triton-Embryonen, welche aus isolirten 1/2-Blastomeren gezogen waren, ausgeführt. Er kam zu dem Resultate, dass die Grösse der Kerne in der Medulla und der Kerne und Zellen in den Myotomen bei normalen und bei Halbeiembryonen (welche grösser waren als die Hälfte der normalen Embryonen) die gleiche ist. An Querschnitten war die Zahl der Zellen der Medulla bei normalen und Halbeiembryonen die gleiche, an den Myotomen dagegen war die Zellenzahl im Querschnitt bei Halbeiembryonen um die Hälfte kleiner als bei normalen. Diese Resultate lassen sich mit den oben angeführten von Driesch nicht direct in Beziehung setzen. Man vergleiche übrigens bezüglich dieser Frage die oben erwähnten neueren Ermittlungen von Driesch bezüglich der Mesenchymzellenzahl von 1/2- und 1/4-Larven von Echiniden, aus denen eine directe Proportionalität der Zellenzahl von Theilembryonen mit dem Keimwerthe derselben hervorzugehen scheint (p. 116).

Anhangsweise seien hier noch einige Beobachtungen von Driesch und Conklin angeführt. Driesch beobachtete, dass die Eier von Asterias glacialis sehr an Grösse variiren. Er zählte die Darmzellen bei den verschieden grossen hieraus erzielten Larven und fand ihre Zahl ungefähr proportional der Eimasse. Die Zellen müssen demnach hier bei grossen und kleinen Larven von gleicher Grösse gewesen sein. Zu demselben Ergebniss kam Conklin bei seinen Beobachtungen an Crepidula, bei welcher Form grosse und kleine Embryonen zur Beobachtung kommen. Die Zwerge haben oft nur 1/25 des Volumens der grossen Formen. Die Zellen sind bei den Zwergen und bei den grossen Formen von gleicher Grösse und es folgt hieraus, dass die Organe der Zwerge eine entsprechend geringere Zahl von Zellen aufweisen müssen. Da Zwerge und grosse Formen hier aus Eiern von gleicher Grösse hervorgehen, so muss die Entstehung der Zwerge auf ungenügende Assimilation zurückgeführt werden.

Einschlägige Beobachtungen über das Verhältniss der Zellenzahl und Zellengrösse zur Grösse des Gesammtorganismus hat neuerdings Rabl im Anschlusse an ein ausführliches vergleichendes Studium der Linse veröffentlicht. Er kommt zu dem Resultate, dass „innerhalb einer eng begrenzten Gruppe die Grösse der Zellen eine bestimmte ist, dass aber ihre Zahl je nach der Körpergrösse der einzelnen Arten schwankt“, ein Resultat, welches mit den meisten der oben angeführten in guter Uebereinstimmung steht.

Von Interesse sind einige Beobachtungen über die Gesetzmässigkeit im Ablauf der Zelltheilungen bei terminal (von Teloblasten aus) wachsenden Keimstreifen von Anneliden und Arthropoden. Hier sind directe Beziehungen zwischen dem Zelltheilungsrhythmus und der Gesammtconfiguration des in Entwicklung begriffenen Embryos nicht zu verkennen. Man möchte sagen, die Zelltheilung wird durch das ideelle Schema des Herzustellenden beherrscht — ein bildlicher Ausdruck für die Annahme, dass der Zelltheilungsrhythmus hier durch besondere innere und vererbte Mechanismen gesichert zu sein scheint. Nach Vejdovsky's Untersuchungen an Dendrobaena scheint es,

dass die Zahl der im Keimstreifen metamer wiederholter Organanlagen in gesetzmässigen Beziehungen zur Zahl der von den Teloblasten abgeschnürten Zellen steht[1]. Noch auffallender sind die Verhältnisse bei Cymothoa, wo Mc. MURRICH nachwies, dass die Mesoblastpolzellen 16 und die Ectoblastpolzellen 32 (oder 33) Tochterzellen liefern, aus denen die 16 letzten Segmente des Embryos gebildet werden, so dass das Material für jedes Körpersegment durch eine einmalige Theilung der Mesoblast-Polzellen und durch eine zweimalige der Ectoblast-Polzellen geliefert wird.

Genauere Untersuchungen über die relativen Theilungspotenzen der Zellen in den Keimstreifen von Oniscus und anderen Isopoden, Mysis, Gammarus, ferner von Lumbricus und Criodrilus hat BERGH angestellt, welche aber als von mehr specieller Bedeutung hier nur erwähnt seien.

Litteratur.

Bergh, R. S. *Ueber die relativen Theilungspotenzen einiger Embryonalzellen. Arch. f. Entw.-Mech. 2. Bd. 1896.*

Conklin, E. G. *Cell-size and body-size. Rep. of Am. Morph. Soc. Science III. 1896.*

Driesch, H. *Von der Beendigung morphogener Elementarprocesse. Aphoristische Betrachtungen. Arch. f. Entw.-Mech. 6. Bd. 1898.*

Driesch, H. *Die isolirten Blastomeren des Echinidenkeimes. Arch. f. Entw.-Mech. 10. Bd. 1900.*

Herlitzka, A *Sullo sviluppo di embrioni completi da blastomeri isolati di uova di Tritone (Molge cristata). Arch. f. Entw.-Mech. 4. Bd. 1897.*

Mac Murrich, J. P. *Embryology of the Isopod Crustacea. Journ. of Morphology. 1895. 11. Bd.*

Morgan, T. H. *Studies of the „Partial Larvae" of Sphaerechinus. Arch. f. Entw.-Mech. 2. Bd. 1896.*

Morgan, T. H. *Experimental Studies of the Blastula and Gastrula-Stages of Echinus. Arch. f. Entw.-Mech. 2. Bd. 1896.*

Morgan, T. H. *The number of cells in Larvae from isolated blastomeres of Amphioxus. Arch. f. Ent.-Mech. 3. Bd. 1896.*

Rabl, C. *Ueber den Bau und die Entwicklung der Linse. III. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 67. Bd. 1900.*

Rabl, C. *Homologie und Eigenart. Verh. d. Deutschen Pathologischen Gesellschaft. II. 1899.*

Zoja, R. *Sullo sviluppo dei blastomeri isolati dalle uova di alcune meduse (e di altri organismi). Arch. f. Entw.-Mech. 1. Bd. 1895 und 2. Bd. 1896.*

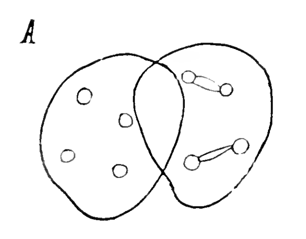
8. Kerntheilung ohne Zelltheilung.

Für die Erforschung der Physiologie der Zelltheilung ist die Thatsache von Bedeutung, dass unter gewissen Umständen die Theilung des Cytoplasmas unterbleibt, während die mitotische Kerntheilung nicht gehemmt erscheint. So beobachtete CHABRY an Ascidien-Eiern bei Druckeinwirkung die von ihm sog. „Segmentation bornée au noyeau". Aehnliches beobachteten später DRIESCH und BOVERI an Echinodermeneiern (Fig. 100). Wenn man ein Echinodermenei, welches sich theilen will, einer gewissen Pressung unterwirft, so wird die Theilung nicht vollzogen. Hebt man nach kurzer Zeit die Pressung auf, so kann die verhinderte Theilung nachgeholt werden, wenn die Pressung aber längere Zeit eingewirkt hat, so erfolgt die

[1] Wir citiren hier nach E. B. WILSON, The cell.

Plasmatheilung überhaupt nicht mehr. BOVERI schliesst hieraus, dass „es eine ganz bestimmte, nur auf kurze Zeit bestehende und dann — auch wenn der angestrebte Effect nicht erreicht worden ist — wieder vergehende Constellation ist, durch welche die Theilung der Zellsubstanz zu Stande gebracht wird“. (Vgl. oben p. 208.) Wird ein Echinodermenei von Beginn der Furchung an durch längere Zeit einem bestimmten Drucke unterworfen, so unterbleibt die Zelltheilung, während die mitotische Kerntheilung ungestört weitergeht. Man erhält eine vielkernige Zelle. Wird sodann die Pressung aufgehoben, so kann es hinterher noch zur Furchung des Zelleibes kommen. (Ueber die specielleren Bedingungen hierfür siehe oben p. 66.)

Aehnliche Resultate erhielt LOEB durch Wasserentziehung, indem er Echinodermeneier in Seewasser brachte, dessen Concentration durch Zusatz von ClNa oder ClMg erhöht worden war. LOEB nimmt an, dass die Zelltheilung durch einen vom Kern ausgehenden, auf das Protoplasma wirkenden Reiz verursacht werde. Concentration des Seewassers, also Wasserverlust, wirkt auf das Protoplasma wie Temperaturerniedrigung; es wird die Reizbarkeit des Protoplasmas herabgesetzt, daher die Zelltheilung unter diesen Verhältnissen unterbleibt. DRIESCH hat dagegen eingewendet, dass man den gleichen Effect (nämlich



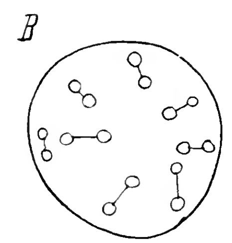


Fig. 100. *A* Furchung von Echinus unter dem Einfluss von Wärme. In zwei Blastomeren geht Kerntheilung ohne Zelltheilung vor sich.
B Kerntheilung ohne Zelltheilung unter dem Einflusse von Pressung bei Echinus (nach DRIESCH).

Kerntheilung ohne Zelltheilung) nicht nur durch Erhöhung des Salzgehaltes oder Temperaturherabsetzung, sondern andererseits auch durch Erwärmung und durch Verdünnung des Seewassers erzielen könne. LOEB nimmt für diese letzteren Fälle an, dass zwar mässige Erwärmung oder Vermehrung des Wassergehaltes die Reizbarkeit des Protoplasmas erhöhen, dass aber schliesslich eine obere Grenze erreicht wird, bei welcher in Folge der eintretenden Wärmestarre, resp. Wasserstarre (d. h. Verlust der Reizbarkeit) die Furchung unterbleibt (vgl. oben p. 71 ff.).

Die Angaben von LOEB, welchen MORGAN nach eigenen Versuchen an Arbacia nicht völlig beipflichten konnte, sind später durch NORMANN für Echinodermen und Teleostier bestätigt worden. Es stellte sich dabei heraus, dass die Kerntheilung in allen Fällen eine mitotische ist. Wenn die Wasserentziehung resp. Erwärmung länger andauert, so wird dann vielfach an Stelle der reinen Mitose mehrpolige Theilung (Tetrasterenbildung etc.) beobachtet. NORMANN schliesst hieraus, dass in diesen Fällen der hemmende Einfluss sich nicht bloss auf das Zellenplasma, sondern auch auf den Kern erstreckt, so dass dessen Theilung mit der Theilung der Centren nicht mehr gleichen Schritt halten kann.

Es sei erwähnt, dass auch ROUX in der operirten, vacuolisirten und zur Zerlegung in Zellen ungeeigneten Hälfte seiner Hemiembryonen gelegentlich Kerne beobachtete, welche sich durch Theilung vermehren und

den Character von Morulakernen, ja oft von bläschenförmigen Blastulakernen annehmen, woraus ROUX auf eine gewisse Unabhängigkeit dieser Vorgänge von der normalen Beschaffenheit des Zellplasmas geschlossen hat.

In einer gewissen Beziehung zu dem in Rede stehenden Phaenomene steht die Wiedervereinigung bereits getrennter Blastomere, welche verschiedentlich und unter verschiedenen Umständen beobachtet wurde. Man hat den Eindruck, dass die im Momente der höchsten Activität der Centren zur Durchführung der Zelltheilung ausreichende Kraft nachträglich erlahmt, so dass die Tochterblastomere ihre Individualität nicht aufrecht erhalten können. So beobachtete z. B. ZIEGLER an den oben (pag. 66) erwähnten kernlosen Blastomeren eines Seeigel-Eis derartige nachträglich wieder rückgängig gemachte Versuche der Zelltheilung. Aehnliches sah DRIESCH an Echinodermeneiern nach Wärmeeinwirkung. Einen besonders merkwürdigen Fall beschrieb GRAF. Es wurde an Echinodermeneiern die Furchung unter Pressung beobachtet. Wenn nun z. B. das achtzellige Stadium durch Zelltheilung in ein 16-zelliges übergegangen war, und die Pressung wurde aufgehoben, so wurde die eben durchgeführte Zelltheilung wieder vollständig rückgängig gemacht, indem je zwei durch Theilung entstandene Tochterzellen sich wieder vereinigten. Und zwar erfolgte zunächst eine Verschmelzung des Zellplasmas, sodann aber auch der Kerne, so dass schliesslich das achtzellige Stadium wiederhergestellt war. Die hierbei stattfindenden feineren Vorgänge werden nicht genauer beschrieben.

Ein Zusammenfliessen des Zellplasmas der Blastomere beobachtete auch LOEB an Keimen von Ctenolabrus in Folge von Sauerstoffmangel. LOEB führte diese Erscheinung auf eine Structurveränderung (Verflüssigung) der oberflächlichen Membranschicht zurück.

Erwähnung verdient, dass Aehnliches auch bei normaler Entwicklung stark dotterhaltiger Eier beobachtet wird. Wir erinnern hier nur an die von ISCHIKAWA beobachtete Furchung von Atyephyra (vgl. Sp. Th. p. 314).

Litteratur.

Driesch, H. *Entwicklungsmechanische Studien. IV. Wirkungen von Wärmezufuhr und Druck. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 55. Bd. 1893.*

Driesch, H. *Entwicklungsmechanische Studien. VIII. Wirkung von Verdünnung des Meerwassers. Mitth. a. d. Zoologischen Station zu Neapel. 11. Bd. 1895.*

Graf, A. *Eine rückgängig gemachte Furchung. Zool. Anz. 17. Jahrg. 1894.*

Loeb, J. *Investigations in Physiological Morphology III. Experiments on Cleavage. Journal of Morphology. Vol. 7. 1892.*

Loeb, J. *Ueber Kerntheilung ohne Zelltheilung. Arch. f. Entw.-Mech. 2. Bd. 1896.*

Loeb, J. *Untersuchungen über die physiologische Wirkung des Sauerstoffmangels. Pflüger's Arch. f. d. Ges. Phys. 62. Bd. 1896.*

Morgan, T. H. *Experimental Studies on Echinoderm Eggs. Anat. Anz. 9. Bd. 1893.*

Normann, W. W. *Segmentation of the Nucleus without Segmentation of the Protoplasm. Arch. f. Entw.-Mech. 3. Bd. 1896.*

Roux, W. *Ueber richtende und qualitative Wechselwirkungen zwischen Zellleib und Kern. Zool. Anz. 16. Jahrg. 1893. Ges. Abh. II. No. 30.*

II. Veränderung der Grösse der Elemente. Zellwachsthum.

Wenngleich Verkleinerung der Elemente, also Volumabnahme, wohl auch in einzelnen Fällen vorkommen mag, so tritt doch die Vergrösserung der Elemente, das Zellwachsthum, so sehr in den

Vordergrund, dass wir uns hier ausschliesslich mit demselben zu beschäftigen haben. Wir verweisen hier auf das oben im Allgemeinen über das Wachsthum der Organismen Gesagte (p. 161 ff.).

Driesch unterscheidet nach der verschiedenen Art der Substanzen, auf deren Aufnahme oder Production das Zellwachsthum beruht, folgende Kategorien:

1. Das rein protoplasmatische Wachsthum, welches auf Vermehrung der protoplasmatischen Bestandtheile der Zelle zurückzuführen ist.

2. Das halbprotoplasmatische Wachsthum, welches unter Erzeugung nicht-plasmatischer Zellbestandtheile organischer Natur erfolgt, z. B. die Bildung der Zellmembranen, Cuticulae etc.

Diese beiden auf Assimilation beruhenden Wachsthumsformen werden als active zusammengefasst und dem passiven Wachsthum gegenübergestellt, welches dann eintritt, wenn durch eine im Innern der Zelle vorhandene, osmotisch wirkende Substanz Wasseraufnahme bewirkt wird.

Die vorliegenden Unterscheidungen decken sich zwar nicht dem Namen aber dem Inhalte nach einigermaassen mit den obenerwähnten, von Roux aufgestellten Formen des Wachsthums (p. 162).

Das Wachsthum der Zellen ist in letzter Linie auf Aufnahme von Nahrungssubstanzen zurückzuführen, die denselben in festem, flüssigem oder gasförmigem Zustande zugeführt werden können. Es ist hier der Ort, auf die vielen embryonalen Zellen, vornehmlich den Wanderzellen mesenchymatischer Bildungen zukommende Fähigkeit der Aufnahme fester Nahrungsbestandtheile und der intracellulären Verdauung hinzuweisen. Durch diesen Process, den man auch als Phagocytose bezeichnet, können Organe und Organtheile, welche der Zerstörung anheimfallen, von Zellen des Embryos aufgenommen und resorbirt werden. Es wird auf diese Weise ihre Substanz in anderer Form den Zwecken der Entwicklung wieder dienstbar gemacht. (Ueber die hervorragende Rolle, welche die Phagocytose bei der Umwandlung der Organe in der Puppe der Insecten spielt, vgl. Spec. Theil p. 870 ff.)

Litteratur.

Driesch, H. *Analytische Theorie der Organischen Entwicklung. Leipzig. 1894.*

III. Veränderung der Form der Elemente.

Veränderungen der Form der Zellen gehören zu den wichtigsten Vorgängen der Ontogenese. Das Aussenden und Einziehen amoeboider Fortsätze der Wanderzellen, die Aneinanderlagerung von Zellen zur Bildung eines Epithels, die mannigfachsten Umbildungen, die im Bereiche der Epithelien und anderer Zellcomplexe Platz greifen, gehen unter Gestaltveränderungen der Zellen einher. Dieselbe kann mit Wachsthumsprocessen zusammenfallen, braucht es aber nicht. Wir wollen an einem einfachen Beispiele erörtern, auf was für Ursachen die Gestaltveränderung von Zellen zurückführbar sein kann. Wir haben oben (p. 170) erwähnt, dass die Bildung einer localen Verdickung im Epithel in gewissen Fällen auf das Höherwerden der Zellen in diesem Bereiche zurückzuführen ist. Dieses Höherwerden kann beruhen:

1. Auf ungleichmässigem Wachsthum der Zellen, indem die Vergrösserung der Zellen nur in einer auf der Oberfläche des Epithels senkrecht stehenden Richtung stattfindet.

2. Auf activer Gestaltsveränderung der Zellen ohne Aenderung ihres Volumes, also unter Ausschluss des Wachsthums. Die Zellen gehen aus der cubischen in die prismatische Form über, ohne an Substanz zuzunehmen.

3. Auf passiver Deformation in Folge von äusseren Massenwirkungen, als da sind: Druck, Zug, etc.

Es wird in jedem einzelnen Falle festzustellen sein, auf welche der hier unterschiedenen Wirkungsweisen Umformungen von Zellcomplexen, die — wie das so häufig der Fall ist — unter Gestaltsveränderung der einzelnen Elemente ablaufen, zurückzuführen sind, oder ob sie eventuell in Combination thätig sind. Es wird sich hierbei ergeben, ob die Gestaltsveränderung der Elemente für die Umformung des Gesammtcomplexes das primäre Agens ist (wie dies für die beiden ersten Formen der Umgestaltung zutrifft) oder aber, ob die Gestaltsveränderung der Zellen nur passiv als Ausdruck einer den gesammten Complex betreffenden Umgestaltung zu Stande kommt. Im Allgemeinen werden wir die Gestalt von Zellen, welche in geschlossenen Verbänden stehen (also nicht frei sind), als den Ausdruck eines Gleichgewichtszustandes zwischen inneren, die Gestalt der Zellen herstellenden Factoren und äusseren Widerständen betrachten dürfen. Bei freien z. B. in Flüssigkeiten suspendirten Zellen werden die äusseren Widerstände weniger in Betracht kommen.

In einzelnen Fällen ist man der Lösung hierhergehöriger Fragen durch Experimente bereits näher getreten. Bekanntlich hat His, hauptsächlich auf Beobachtungen descriptiver Natur gestützt, der passiven Deformation in Folge von Spannungsdifferenzen im Bereiche der Keimscheibe für das Auftreten von Faltungen, z. B. der Medullarfalten und den Schluss der Medullarrinne, eine nicht unbeträchtliche Rolle zugetheilt. Roux versuchte über die Berechtigung dieser Anschauung durch Experimente Klarheit zu erlangen, indem er an Frosch- und Hühnchenembryonen durch Schnitte nach verschiedenen Richtungen Continuitätstrennungen setzte, die auf die Spannungsdifferenzen im Bereiche des Embryos von Einfluss sein mussten. In einem Falle wurde beobachtet, dass die Medullarwülste sich noch stärker erhoben und einander näherten, obgleich die Seitentheile des Embryos, welche nach His durch seitlichen Druck diese Erhebung und Näherung bewirken sollten, bereits weggeschnitten waren. Auch in den übrigen Fällen von Durchschneidung blieben die Medullarwülste erhalten, so dass Roux zu dem Resultate kam, dass die Ausbildung des Medullarrohres der Hauptsache nach wohl auf „Selbstdifferenzirung" der sich umformenden Theile beruhe.

Bezüglich der Annahme von His, dass die Rautengrube in Folge des Auftretens der Brückenkrümmung (einer dorsalwärts concaven Verbiegung des Hirnrohres) in ähnlicher Weise entstehe, wie ein Längsschlitz in einem Gummischlauche sich erweitert, wenn man denselben gegen die geschlitzte Seite concav verbiegt, kam Roux auf Grund von Experimenten zu dem Resultate, dass es thatsächlich möglich ist, durch Rückwärtsbiegen des Medullarrohres ein derartiges Auseinanderweichen der Medullarwülste zu erzeugen. Aber die betreffende Umformung tritt erst allmälig auf. Sie ist also nicht

rein passiv (wie beim Gummischlauch) bewirkt, sondern als eine Folge der Anpassung der Gewebe an die Deformation, also als vitaler Vorgang zu betrachten. ROUX vermuthet, dass sie durch Wachsthum an den Stellen und in der Richtung des Zuges und durch Verminderung an den Stellen verstärkten Druckes hervorgerufen wird.

Hierher wären auch zu rechnen die mannigfachen Versuche, welche in neuerer Zeit von KASTSCHENKO, RÜCKERT, MORGAN und KOPSCH bezüglich der sog. Concrescenztheorie des Wirbelthier-Embryos angestellt wurden. Auch die Versuche am Hühnchen-Embryo von ASSHETON, KOPSCH und PEEBLES wären hier zu erwähnen.

Von grosser Wichtigkeit sind alle Beobachtungen, welche sich auf Veränderungen der inneren Gestalt der Elemente, also Veränderungen der relativen Lage des Kerns, des Zellplasmas oder verschiedener Einschlüsse desselben beziehen. In so weit es sich hier um Processe handelt, welche den histologischen Character der Elemente betreffen, berührt sich das hierher Gehörige mit dem unter Punkt 6 (p. 231, Veränderungen der Structur der Elemente) Angeführten. Auf die Bedeutung derartiger Veränderungen für die während der Entwicklung vor sich gehenden Differenzirungsprocesse ist bisher wenig geachtet worden. Am eindringlichsten hat neuerdings CONKLIN auf gewisse im Ei von Crepidula während der Furchung vor sich gehende regelmässige plasmatische Strömungserscheinungen hingewiesen (Cytokinesis der Furchung), welche für die Anordnung der Substanzen in den Elementen, die Lage der Spindeln, die Theilungsrichtung und somit für den ganzen Furchungstypus von der grössten Bedeutung sind. Wie aus den Beobachtungen von BÜTSCHLI und ERLANGER an den lebenden Eiern kleiner Nematoden hervorgeht, kommen wirbelartige Plasmaströmungen während der Zelltheilung zur Beobachtung, welche von den Spindelpolen nach dem Aequator des Eis gerichtet sind. Es deuten diese Strömungen auf das Vorhandensein von Ausbreitungscentren an den Polen der sich theilenden Zelle resp. auf eine Zunahme der Oberflächenspannung im Aequator, als deren Folge die Durchschnürung des Zelleibes bewirkt wird. Schon BÜTSCHLI (1876) und später LOEB haben auf die Bedeutung dieser protoplasmatischen Wirbelbewegungen für die mechanische Erklärung der Zelltheilungsphaenomene des Genaueren hingewiesen.

Von weiteren hierzu gehörigen Beobachtungen ist die merkwürdige Entstehung und Wanderung einer Körnchenwolke während der Furchung von Asplancha zu erwähnen, welche — wie JENNINGS beobachtet hat — schliesslich in der kleineren der beiden Entodermzellen localisirt wird. Wenngleich die Bedeutung dieser Körnchenansammlung noch nicht näher erkannt ist, so ist diese Beobachtung eines die Furchung begleitenden Differenzirungsprocesses von grosser Bedeutung.

Litteratur.

Bütschli, O. *Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung und die Conjugation der Infusorien. Abhandlungen der Senkenb. naturf. Gesellsch. 10. Bd. 1876.*

Bütschli, O. *Bemerkungen über Plasmaströmungen bei der Zelltheilung. Arch. f. Entw.-Mech. 10. Bd. 1900.*

Conklin, E. G. *Protoplasmic Movement as a Factor of Differentiation. Biol. Lect. Woods Holl. (1898.) Boston. 1899.*

Erlanger, R. v. *Beobachtungen über die Befruchtung und ersten zwei Theilungen an den lebenden Eiern kleiner Nematoden. Biol. Centralbl. 17. Bd. 1897.*

His, W. *Unsere Körperform. 1874.*

His, W. *Ueber mechanische Grundvorgänge thierischer Formenbildung. Arch. f. Anatomie u. Phys. Anat. Abth. Jahrg. 1894.*

Jennings, H. S. *The Early Development of Asplanchna Herrickii De Guerne. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. 30. Bd. 1896.*

Kastschenko. *Zur Entwicklungsgeschichte des Selachierembryos. Anat. Anz. 3. Bd. 1888.*

Kopsch, Fr. *Experimentelle Untersuchungen über den Keimhautrand der Salmoniden. Verh. Anat. Ges. zu Berlin. 1896.*

Loeb, J. *Beiträge zur Entwicklungsmechanik der aus einem Ei entstehenden Doppelbildungen. Arch. f. Entw.-Mech. 1. Bd. 1895.*

Loeb, J. *Untersuchungen über die physiologischen Wirkungen des Sauerstoffmangels. Arch. f. d. Ges. Physiologie. 62. Bd. 1895.*

Morgan, T. H. *Experimental Studies on Teleost Eggs. Anat. Anz. 8. Jahrg. 1893.*

Morgan, T. H. *The Formation of the Fish-Embryo. Journ. of Morphol. Vol. 10. 1895.*

Roux, W. *Beitr. zur Entw.-Mech. des Embryo. No. 1. Zur Orientirung über einige Probleme der embryonalen Entwicklung. Zeitschr. f. Biologie. 21. Bd. 1885. Ges. Abh. II. No. 18.*

IV. Veränderung der Lage der Elemente.

1. Zellwandern.

Man kann in vielen Fällen beobachten, dass nach erfolgter Zelltheilung die Tochterzellen die ihnen durch die Theilung zugewiesene Lage nicht beibehalten, sondern dass Veränderungen der Lage der Zellen zu einander oder zu anderen Parthien des Embryos zu beobachten sind. So bemerkt man z. B. schon bei der Furchung, dass vielfach die typische Anordnung der Furchungskugeln durch solche von der Zelltheilung unabhängige Lageverschiebungen geregelt wird. Wir werden in jedem einzelnen Falle zu untersuchen haben, ob derartige Lageveränderungen rein passiv infolge mechanischer Einwirkungen (Druck, Stossen oder Schieben) oder Capillaritätswirkungen (Gleiten etc.) erfolgen oder ob sie der Ausdruck vitaler Vorgänge der Zellen sind. Hinsichtlich der letzteren haben wir zu unterscheiden:

1. Lageveränderung von Zellen, welche sich nicht berühren, weil sie durch Intercellularsubstanzen, Flüssigkeiten, Gallerte etc. von einander getrennt sind. Wir rechnen hierher vor Allem das sog. Zellwandern, welches meist durch Aussenden amoeboider Fortsätze vermittelt wird.

2. Lageveränderung von Zellen, welche sich berühren. Hierher ist zu rechnen (nach Roux): die flächenhafte Zusammenfügung von Zellen (Cytarme), die Selbsttrennung zusammengefügter Zellen (Cytochorismus) und das Gleiten sich berührender Zellen gegen einander (Cytolisthesis).

In allen diesen Fällen, besonders aber bei dem Wandern sog. freier Zellen ist es in erster Linie die Richtung der Bewegung und die Ursache, durch welche diese Richtung bestimmt wird, die für uns von Interesse ist. Es ist wohl zuerst von His die Vermuthung ausgesprochen worden, dass hier Richtungsreize (speciell der Chemotropismus) eine bedeutsame Rolle spielen, indem His sich vorstellt,

dass die Flächenzunahme des Lachskeimes auf das Bestreben der Zellen zurückzuführen sei, sich in grösstmöglicher Ausdehnung der oberen Fläche zuzuwenden, welches Bestreben von dem Respirationsbedürfniss der Zellen abgeleitet wird.

Eine ausführliche Zusammenstellung hierher gehöriger Beobachtungen und Vermuthungen verdanken wir Herbst. In erster Linie seien die Beobachtungen von Loeb an Fundulus-Embryonen angeführt, wonach die Vertheilung der Pigmentzellen im Dottersack von Fundulus von der Anwesenheit strömenden Blutes in den Gefässen abhängig sei, indem die Chromatophoren auf die Gefässe zuwandern und sich denselben anlegen. Loeb denkt an einen vom Sauerstoff des Blutes ausgehenden Reiz. Die Chromatophoren sind positiv chemotactisch für Sauerstoff. Diese Wanderung tritt erst ein, nachdem die Circulation in Gang gekommen ist, sie unterbleibt, wenn man durch KCl den Blutkreislauf hemmt.

In ähnlicher Weise hat Herbst die Thatsache, dass die Kalkbildungszellen der Echinidenlarven an bestimmte Stellen der Gastrulawand hinwandern, vermuthungsweise auf positive Oxygenotaxis der Kalkbildungszellen zurückgeführt. Er erwähnt als Fälle, für welche ähnliche Vermuthungen zulässig sein dürften: das Wandern der Furchungszellen in Arthropodeneiern gegen die Oberfläche, das Verhalten der Vitellophagen in diesen Eiern, die Entstehung der Schwann'schen Scheiden und Neurilemmata durch Anlagerung von Bindegewebszellen an die ursprünglich nackten Axencylinder, die Entstehung bindegewebiger und musculöser Hüllen um die Gefässe, Vorgänge bei der Entstehung des Polycladendarmes u. Anderes.

Diesen Anregungen folgend suchte Driesch das Vorhandensein von Richtungsreizen für die Wanderung der Mesenchymzellen der Echinidenlarven experimentell nachzuweisen. Bei normaler Entwicklung beginnt die Bildung des primären Mesenchyms in der Larve von Echinus schon vor der Gastrulation, und zwar durch Einwanderung von Zellen von der am vegetativen Pole gelegenen entodermalen Zellplatte ins Blastocoel. Das Mesenchym bildet daselbst zunächst eine rundliche Anhäufung, welche sich bald mehr kuchenförmig ausbreitet. Sonach entsteht in der Mitte dieses Kuchens eine Auflockerung entsprechend der Stelle, an welcher demnächst die Gastrula-Einstülpung eindringt. Durch letztere wird die Mesenchymzellenansammlung zu einer ringförmigen, an welcher durch Ausbildung zweier stärkerer, seitlicher Ansammlungen die bilaterale Symmetrie der Larve zum Ausdruck kommt (Fig. 101, *A*). Später nehmen diese beiden lateralen Anhäufungen ungefähr dreieckige Gestalt an, während der Mesenchymring fast nur mehr aus einer Kette aneinandergereihter Zellen besteht.

Driesch schüttelte Blastulalarven, welche bereits Mesenchymzellen gebildet hatten. Durch das Schütteln wurde in vielen Fällen die Anordnung der Mesenchymzellen geändert (Fig. 101, *B*). Einzelne dieser Zellen kamen z. B. in die Nähe des animalen Poles zu liegen, in anderen Fällen wurde die Anhäufung von Mesenchymzellen in der Nähe der Entodermzellplatte zu einem strangförmigen Körper deformirt etc. Nach einiger Zeit war aber die für die späteren Stadien so typische bilateralsymmetrische Anordnung des Mesenchyms hergestellt (Fig. 101, *C*). Driesch schliesst hieraus, dass die Mesenchymzellen taktisch reizbar sind, und dass die Reizquelle an gewissen

Orten im Ectoderm liegt. Möglicher Weise liegt hier Chemotaxis vor, indem von gewissen Zellen des Ectoderms specifische Stoffe gebildet werden, welche in die Gallerte des Blastocoels diffundiren und auf die Mesenchymzellen eine anziehende Wirkung ausüben.

Bei den von HERBST erzielten Lithiumlarven hat das Mesenchym eine typische, von der normalen verschiedene Anordnung. Wir müssen hieraus nach HERBST und DRIESCH schliessen, dass bei diesen Formen die im oberflächlichen Epithel gelegenen Reizquellen eine andere Lage haben als in der Norm.

Es sei zum Schluss erwähnt, dass man vielleicht alle Fälle von Näherung frei beweglicher Zellen zum Zwecke der Conjugation als chemotactisch vermittelt betrachten kann. ROUX hat diesen Gesichtspunkt auch für die Vereinigung der Kerne bei der Befruchtung und

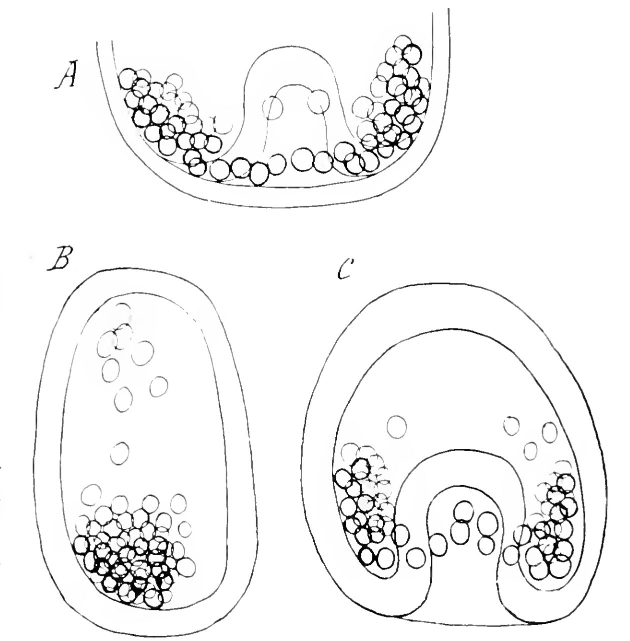


Fig. 101. Abbildung zur Veranschaulichung der Versuche von DRIESCH, die taktische Reizbarkeit der Mesenchymzellen von Echinus betreffend.

A normale Anordnung der Mesenchymzellen am Urmundende der Larve.

B derangirte Anordnung nach dem Schütteln.

C Wiederherstellung der typischen Anordnung bei einer durch Schütteln derangirten Larve (nach DRIESCH).

der Conjugation der Protozoen herangezogen. Es muss aber noch als zweifelhaft betrachtet werden, ob in diesem Falle den Kernen bei ihrer gegenseitigen Näherung irgend eine active Bethätigung zugeschrieben werden darf. Die Brüder HERTWIG und neuerdings CONKLIN haben den Standpunkt vertreten, dass die Kerne in diesem Falle eine mehr passive Rolle spielen und durch Bewegungen des Zellplasmas genährt werden.

Litteratur.

Driesch, H. *Die tactische Reizbarkeit der Mesenchymzellen von Echinus microtuberculatus.* *Arch. f. Entw.-Mech.* 3. *Bd.* 1896.

Herbst, C. *Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss der veränderten chemischen Zusammensetzung des umgebenden Mediums auf die Entwicklung der Thiere.* 2. *Th. Mitth. Zool. Stat. Neapel.* 11. *Bd.* 1896. 3. *Th. Arch. f. Entw.-Mech.* 2. *Bd.* 1895.

Herbst, C. *Ueber die Bedeutung der Reizphysiologie für die kausale Auffassung von Vorgängen in der thierischen Ontogenese. Biol. Centralbl. 14. Bd. 1894.*

His, W. *Untersuchungen über die Bildung des Knochenfischembryo. Arch. f. Anat. und Phys. Anat. Abth. 1878.*

Loeb, J. *A contribution to the Physiology of Coloration in Animals. Journ. of Morphology. VIII. Bd. 1893.*

2. Cytotaxis.

Auf chemotactische Wirkungen sind vielleicht auch die von Roux beobachteten und als „Cytotropismus" bezeichneten Erscheinungen der Cytotaxis zurückzuführen. Wir verstehen darunter die Thatsache, dass isolirte, in einem neutralen Fluidum liegende Zellen sich häufig gegenseitig bis zur Berührung activ nähern, wenn ihr anfänglicher Abstand eine gewisse, gering bemessene Grösse (maximaler Näherungsabstand) nicht überschreitet.

Roux beobachtete die Erscheinungen der Cytotaxis an Morula- und Blastulazellen des Eis von Rana fusca, welche durch Zerzupfen oder Zerschneiden des Embryos gewonnen waren und in Eiweiss oder Kochsalzlösung auf dem Objectträger untersucht wurden. War der Abstand zweier Zellen nicht grösser als ein halber bis höchstens ein ganzer Zelldurchmesser, so erfolgte in vielen Fällen eine gegenseitige Annäherung der Zellen bis zur Berührung. Die Näherung erfolgte entweder durch Entgegenstrecken der Zellen, welche Formveränderung häufig mit einem Zuspitzen der ausgestreckten Parthie verbunden ist, und gleichzeitiger Entgegenwanderung der ganzen Zellen oder ausschliesslich durch Entgegenwandern. Die letztere Bewegungsform scheint auf einer Art von Kriechen auf der Fläche des Objectträgers zu beruhen. Die Näherung erfolgt sehr langsam und nicht continuirlich, sondern schrittweise mit dazwischenliegenden Ruhepausen und gelegentlichem Zurücksinken in die frühere Stellung. Dagegen findet unmittelbar vor der Berührung beider Zellen häufig eine Beschleunigung der Bewegung statt.

Diese Erscheinungen sind aber nicht regelmässig zu beobachten. An manchen Zellen unterbleiben sie, obgleich dieselben im Näherungsabstande liegen; in anderen Fällen ist die Annäherung nur eine einseitige, indem eine Zelle sich inactiv verhält, aber trotzdem eine Anziehungswirkung auf eine benachbarte Zelle ausübt. In gewissen Fällen wurden auch Andeutungen von Abstossung der Zellen, also negativer Cytotaxis, beobachtet. Das Verhalten zweier Zellen, welche verschiedenen Eiern entstammten und in Näherungsabstand lagen, unterschied sich im Allgemeinen nicht von dem geschilderten. Eine Temperatur von 20—28° Celsius wirkt begünstigend auf die Zellnäherung.

Solche Näherungserscheinungen können auch zwischen kleinen Zellcomplexen beobachtet werden, die einander genähert liegen und deren Zellen noch nicht so dicht an einander gedrängt sind, dass sie sich nicht nach aussen vorwölben (nicht „geschlossene" Complexe von Zellen). Es scheint, dass hier die Wirkung nur zwischen jenen Zellen stattfindet, welche einander zugewandt liegen, wobei einzelne Zellen aus dem Zusammenhang des Complexes mehr oder minder gelöst werden können.

Roux führt eine Anzahl von Beobachtungen der descriptiven und experimentellen Entwicklungsgeschichte an, welche dem Gebiete der

Cytotaxis nahe stehen. Meist handelt es sich aber in den angeführten Beispielen um Fälle, die auch durch einfache Chemotaxis zu erklären sind, so bei den herangezogenen, oben erwähnten Beoabachtungen von HIS und HERBST, sowie bei der Näherung sich conjugirender Zellen. Nähere Beziehung zur Cytotaxis (Cytotropismus) im engeren Sinne haben die Beobachtungen von DRIESCH über die Wiedervereinigung von Furchungszellen, deren Zusammenhang durch Wärme-Einwirkung gelockert worden war (vgl. oben p. 21), sowie von BARFURTH über die Vereinigung isolirter Dotterzellen bei Amphibieneiern. Neuerdings ist der Cytotropismus besonders von ZUR STRASSEN für die typischen Lageveränderungen der Blastomere bei der normalen Entwicklung von Ascaris megalocephala zur Erklärung herangezogen worden. Es handelt sich aber in diesem Falle, sowie in den von HIS zusammengestellten Beobachtungen über Zellwanderungen und in manchen der von BARFURTH aufgeführten Fälle mehr um Lageveränderungen sich berührender Zellen, worüber in den nächstfolgenden Abschnitten gehandelt werden soll.

Nach ROUX ist die Thatsache der Cytotaxis (Cytotropismus) als eine durch einen chemischen Reiz ausgelöste und in ihrer Richtung bestimmte Bewegung zu betrachten; sie steht sonach der Chemotaxis nahe. Immerhin ist ein Unterschied darin gegeben, dass wir wohl annehmen müssen, dass sämmtliche auf einander cytotactisch wirkende Zellen den gleichen Stoff, der die Annäherung auslöst, produciren. Hier würde demnach jede Zelle, welche sich einer anderen in Folge chemotactischer Reizung nähert, gleichzeitig selbst Producent desselben Chemotacticums sein. Während also bei gewöhnlicher Chemotaxis die Bewegung in der Richtung der zunehmenden Concentration des Chemotacticums ausgeführt wird, handelt es sich bei Cytotaxis um eine Bewegung in der Richtung der geringsten Abnahme der Concentration des betreffenden Stoffes.

Die ROUX'schen Ermittlungen über Cytotaxis haben von verschiedenen Seiten eine abfällige Kritik erfahren. O. HERTWIG wird durch die ROUX'schen Schilderungen an das Verhalten von Fettropfen erinnert, die sich auf der Oberfläche einer Suppe hin und her bewegen, und ist im Uebrigen geneigt, die Vereinigung der Zellen den im Medium vorhandenen Strömungen oder einer zufälligen Berührung der amöboid beweglichen Elemente zuzuschreiben. DRIESCH erblickt in ihnen „capillare Näherungserscheinungen", welche sich auch an anorganischen Gebilden möchten demonstrieren lassen. Besonders die Abhängigkeit des Eintretens der Näherung von der Grösse des Abstandes scheint ihm für diese Vermuthung zu sprechen. Zu diesen Zweifeln hat unter Anderem auch der Umstand beigetragen, dass ROUX die Erscheinungen der Cytotaxis an Rana esculenta, Bombinator und Telestes Agassizii nicht zu beobachten im Stande war. Neuerdings wurden die in Rede stehenden Phänomene von RHUMBLER an Eiern von Triton taeniatus und alpestris studirt, bei welchen die cytotropischen Versuche „sehr gut gelingen, wenn man 1%iges wässeriges Glycerin als äusseres Medium verwendet". RHUMBLER beobachtete einen „Pseudocytotropismus", der durch Contraction von Schleimfäden, die sich zwischen den Blastomeren ausspannen, erzeugt wird. Dies Phänomen ist übrigens von dem echten Cytotropismus unschwer zu unterscheiden. Eine Annäherung an den von DRIESCH vertretenen Standpunkt ist in dem Versuche von RHUMBLER zu erblicken, sämmtliche chemotactische Erscheinungen der Zellen auf Capillaritätswirkungen, d. h. auf eine Herabminderung der Oberflächenspannung

auf der dem Chemotacticum zugewendeten Seite, zurückzuführen, — wobei allerdings dem Chemotacticum mehr die Rolle einer Auslösungsursache zugeschrieben wird. Der erstaunlich geringe Concentrationsgrad des Chemotropicums (0,001proc. Apfelsäure bei den PFEFFER'schen Versuchen an Farnsamenfäden) lässt darauf schliessen, „dass das Chemotacticum die zur Erniedrigung der Oberflächenspannung nothwendige Umwandlung bei lebenden Zellen nicht in vollem Umfange allein bewirkt, sondern dass es bloss den Anstoss zu den geeigneten, die Oberflächenspannung erniedrigenden Umsetzungen gibt", wonach wir schliesslich doch wieder auf die geheimnissvolle Zusammensetzung des lebenden Organismus als letzte Ursache der besprochenen Phänomene verwiesen werden. Es sei im Anschlusse hieran erwähnt, dass RHUMBLER den Zellen bei ihren cytotactischen Näherungen gewisse elective Fähigkeiten zuschreibt, derart, dass Zellen, die ihrer entwicklungsgeschichtlichen Bestimmung nach zusammengehören, in besonderem Maasse das Vermögen besitzen, sich — nach gesetzten Trennungen — wieder aufzusuchen. „Was zusammengehört, wie die Ectodermzellen, sucht sich cytotropisch wieder zu vereinigen, wenn es gewaltsam getrennt wird."

Als negativer Cytotropismus wird die active Entfernung von Zellen von einander bezeichnet. Dieselbe kann auf einem einfachen Auseinanderrücken beruhen oder darauf, dass zwischen den Zellen eine hyaline Substanz zur Abscheidung kommt, welche die Zellen aus einander drängt. Doch liegen hierüber bisher nur spärliche Erfahrungen vor. Vgl. unten p. 229. Cytochorismus.

Neuerdings unterscheidet ROUX als Homotropismus die active Näherung gleichartiger Elemente (z. B. sein Cytotropismus der Furchungszellen) von Allotropismus, worunter active Näherung verschiedenartiger Gebilde verstanden wird, wie es bei der Conjugation der Geschlechtszellen der Fall ist. Als -philie wird im Anschlusse an KROMAYER das Zusammenvorkommen von Cytotropismus und Cytarme bezeichnet, also Näherung bis zur Berührung mit nachfolgendem Aneinanderschliessen, und dementsprechend Homophilie und Allophilie unterschieden.

Litteratur.

Driesch, H. *Die tactische Reizbarkeit der Mesenchymzellen von Echinus microtuberculatus. Arch. f. Entw.-Mech. 3. Bd. 1896.*

Driesch, H. *Resultate und Probleme der Entwicklungsphysiologie der Thiere, in: Merkel-Bonnet, Ergebnisse der Anat. und Entw.-Gesch. 8. Bd. (1898.) 1899.*

Hertwig, O. *Zeit- und Streitfragen der Biologie. 2. Heft. Jena. 1897.*

Roux, W. *Ueber den Cytotropismus der Furchungszellen des Grasfrosches (Rana fusca). Arch. f. Entw.-Mech. 1. Bd. 1895.*

Roux, W. *Ueber die Selbstordnung (Cytotaxis) sich „berührender" Furchungszellen des Froscheis durch Zellenzusammenfügung, Zellentrennung und Zellengleiten. Arch. f. Entw.-Mech. 3. Bd. 1896.*

Roux, W. *Homotropismus und Allotropismus, Homophilie, Allophilie und ihre Unterarten. Arch. f. Entw.-Mech. 8. Bd. 1900.*

Rhumbler, L. *Physicalische Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle. III. Mechanik der Pigmentzusammenhäufungen in den Embryonalzellen der Amphibieneier. Arch. f. Entw.-Mech. 9. Bd. 1900.*

Rhumbler, L. *Physicalische Analyse und künstliche Nachahmung des Chemotropismus amöboider Zellen. Physicalische Zeitschrift. 1. Jahrg. 1899.*

Zur Strassen, O. *Embryonalentwicklung der Ascaris megalocephala. Arch. f. Entw.-Mech. 3. Bd. 1899.*

Zur Strassen, O. *Ueber das Wesen der thierischen Formbildung. Verh. Zool. Gesellsch. 1898.*

3. Cytarme (Zusammenfügung von Zellen).

Es ist eine bekannte Thatsache, dass Furchungskugeln im Momente der Theilung sich abrunden, so dass sie ihre Nachbarzellen nur mehr punctuell berühren. Nach vollzogener Theilung dagegen legen sie sich wieder an ihre Nachbarzellen flächenhaft an, woraus die polygonale Gestalt der Blastomere im ruhenden Zustande resultirt. Diese flächenhafte Zusammenfügung sich berührender Zellen hat Roux mit dem Namen Cytarme bezeichnet und ihre Erscheinungsformen an isolirten Blastula- und Morulazellen des braunen Frosches genauer studirt. Es ergab sich hierbei als allgemeines Resultat, dass die Art der Zusammenfügung in manchen Fällen durchaus den Plateau'schen Gesetzen der Oberflächenspannung bei Gebilden mit homogener Oberfläche entsprach. In anderen Fällen dagegen zeigten sich erhebliche Abweichungen von diesen Gesetzen, was zum Theil vielleicht auf die durch die Präparation gesetzte Schädigung der Zellen, zum Theil aber wohl auch auf besondere individuelle Beschaffenheit oder Structureigenthümlichkeiten, welche eine anomogene Oberfläche bedingen, zurückzuführen ist.

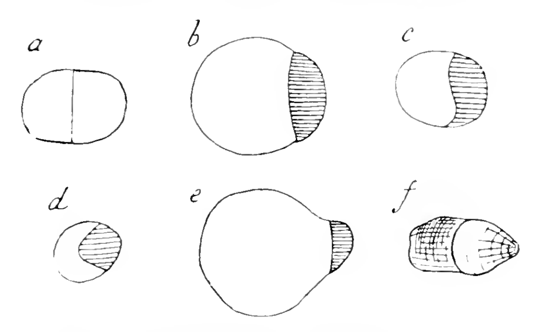


Fig. 102. Verschiedene Beispiele von vollkommener Zusammenfügung zweier Zellen. Durch die Schraffirung sind die Verhältnisse der Pigmentvertheilung angedeutet (nach Roux).

Aus dem Gesagten ergibt sich, dass die zur Beobachtung kommenden Bilder unendlich mannigfaltige sein müssen. Fassen wir zunächst die Zusammenfügung zweier Zellen in's Auge und nehmen an, dass dieselbe vom Berührungspunkte aus nach allen Richtungen gleichmässig fortschreitet (gleichseitige Zusammenfügung), so wird zunächst ein Zustand herbeigeführt, in welchem die Grenze der beiden Zellen noch durch eine Einbiegung der Oberfläche (oder Furche) gekennzeichnet ist (offene Anordnung, Fig. 103). Bei weiterem Fortschreiten der Zusammenfügung kann die Furche vollkommen verstreichen, so dass die Oberfläche ungebrochen von einer Zelle auf die andere übergeht (geschlossene Anordnung bei vollkommener Zusammenfügung, Fig. 102). Es kann aber auch vorkommen, dass die Randgegend der Vereinigungsstelle sich nach aussen vorwölbt, was als übermässige Zusammenfügung (Fig. 104) zu bezeichnen ist. Letztere kann sowohl bei geschlossener als bei offener Anordnung eintreten.

Die Berührungsfläche ist häufig eben (ebene Zusammenfügung, Fig. 102, *a* und 103, *a*) oder aber — wenn eine Zelle an der Berührungsstelle gerundet bleibt — gewölbt (gewölbte Zusammenfügung, Fig. 103, *b*, *c*, *d*). Während bei sich berührenden Seifenblasen die Wölbung der Berührungsfläche von der relativen Grösse beider Blasen abhängig ist, derart, dass stets die kleinere Blase in die grössere sich einwölbt, kommen bei lebenden Zellen die mannig-

faltigsten Abweichungen von einem derartigen Verhalten zur Beobachtung, indem z. B. bei ungleicher Grösse der Zellen die Berührungsfläche eben bleibt oder die grössere Zelle gerundet und die kleinere angeschmiegt erscheint.

Die freie Oberfläche der beiden Zellen gestaltet sich meist symmetrisch zu einer die beiden Massenmittelpunkte verbindenden Linie, auf welcher dann die Berührungsfläche, wenn sie eine Ebene ist, senkrecht steht (allseitig möglichst symmetrische Gestaltung der sich berührenden Zellen).

Das Bestreben zu möglichst vollkommener geschlossener Zusammenfügung führt bei beträchtlicher Grössendifferenz beider Zellen öfters zu einer eigenthümlichen Oberflächengestaltung, indem die grössere der beiden Zellen sich halsartig gegen die kleinere vorstreckt.

Das weitestgehende Stadium der Vereinigung wird erzielt durch das Undeutlichwerden der Zellgrenzen (Zellenverschmelzung).

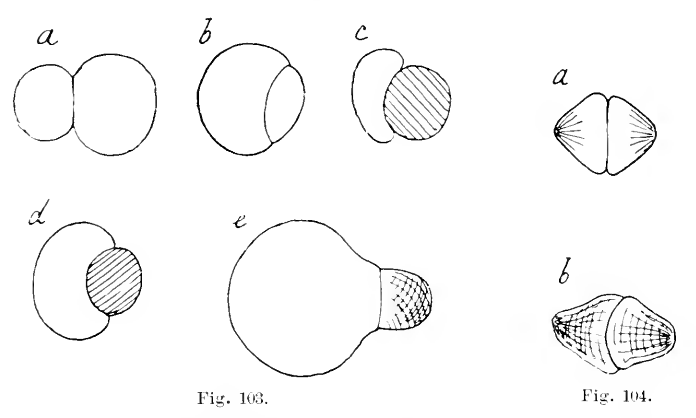


Fig. 103. Fig. 104.

Fig. 103. Verschiedene Beispiele von unvollkommener Zusammenfügung zweier Zellen (nach Roux).

Fig. 104. Beispiele von übermässiger Zusammenfügung der Zellen (nach Roux).

Die Erscheinungen der Cytarme sind an sich berührenden Morulazellen oder Blastulazellen von Froscheiern zu Anfang der Laichperiode häufig, aber nicht in allen Fällen zu beobachten, woraus auf eine gewisse Disposition resp. auf das Fehlen einer solchen, also auf individuelle Verschiedenheiten der Zellen zu schliessen ist.

Uebrigens macht Roux darauf aufmerksam, dass ähnliche Zusammenfügungen ausser bei Seifenblasen auch noch bei anderen, nicht lebenden Gebilden, z. B. bei den Gallerthüllen der Froscheier und Teleostiereier, zu beobachten sind.

Während bei der gleichseitigen Zusammenfügung die Zellen einander bloss genähert werden, ohne dass im Uebrigen die Anordnung der Zellen in Bezug auf die Verbindungsrichtung ihrer Massenmittelpunkte geändert wird, ist dies bei der ungleichseitigen Zusammenfügung der Fall.

Die Formen, welche durch Vereinigung von 3, 4 und mehr Zellen entstehen, sind zunächst durch die ursprüngliche Lage derselben zu einander bedingt. Es können gerade oder gebogene Zellreihen oder aber bei einer Gruppirung, welche nicht einreihig, sondern flächen-

haft oder klumpig ist, entsprechende Zellcomplexe gebildet werden, welche, je mehr sich die Zusammenfügung dem geschlossenen Typus nähert, zur Kugelform hinüberführen. Es sei erwähnt, dass z. B. 4 Zellen sich in einer Ebene derart zusammenfügen können, dass sie — entgegen den Plateau'schen Gesetzen — in einer Vierflächenkante zusammenstossen oder aber in Annäherung an dieselben in zwei Dreiflächenkanten mit dazwischengelagerter Brechungsfläche. In anderen Fällen können die vier Zellen in Tetraëderstellung mit einander sich vereinigen etc.

Man darf vermuthen, dass derartige active Zusammenfügung der Zellen bei den Vorgängen der normalen Entwicklung ein weit verbreitetes Vorkommen ist, und ist hier nur z. B. an die Ausbildung von Epithelverbänden und Derartiges zu erinnern. Ganz ähnliche Erscheinungen wie Roux beobachtete auch Herbst bei seinen interessanten Versuchen an Echinus-Furchungsstadien, deren Zusammenhang durch Ca-Mangel gelöst worden war, wobei sich punctuell berührende Zellen, wenn die Objecte nachträglich in ein Ca-haltiges Medium gebracht worden waren, wieder an einander schlossen (vgl. p. 44).

4. Cytochorismus (Zelltrennung).

Auch die Trennung von Zellen, die Lösung flächenhafter Berührung ist ein Process, der in der Ontogenie der Thiere vielfach zur Beobachtung kommt und für die Herstellung bestimmter Gestaltungen von Bedeutung ist. Roux konnte diesen Vorgang bei seinen Versuchen mit isolirten Morulazellen des Froschembryos, welche sich nach der Isolirung flächenhaft vereinigt hatten, gelegentlich beobachten, indem entweder eine der beiden oder beide Zellen sich nachträglich wieder kugelig abrundeten oder aber die Trennung unter Beibehaltung der vorhandenen Abplattung, also spaltförmig erfolgte. Derartige Abrundung der Zellen kann auf geänderte Verhältnisse der Oberflächenspannung, auf Contraction der Zellen zurückzuführen sein, wie sie auf Reizungen der verschiedensten Art (z. B. electrische Reizung) zu erfolgen pflegt. Sie kann aber auch zum Theil bei den vorliegenden Experimenten durch allmäliges Absterben der Zellen bedingt sein, wie denn der von Roux sog. Zustand der „Framboisia finalis minor“ des Embryos auf einer derartigen Lockerung des epithelialen Gefüges nach schädigenden Einwirkungen beruht.

Litteratur.

Roux, W. *Ueber Selbstordnung sich berührender Furchungszellen des Froscheis durch Zellenzusammenfügung, Zelltrennung und Zellengleiten. Arch. f. Entw.-Mech. 3. Bd. 1896.*

5. Cytolisthesis (Zellgleiten).

Roux hat bei seinen Versuchen auch vielfach gleitende Bewegungen sich flächenhaft berührender Zellen beobachtet und als Unterarten dieser Bewegungsform unterschieden: a) die gleitende Zellwanderung, wobei die gleitende Zelle ihre Berührungsfläche nicht wechselt und nur der Ort der Berührung an der ruhenden Zelle geändert wird, b) die gleitende Drehung, bei welcher die bewegte Zelle

ihre Berührungsfläche stetig verändert, während die Berührungsstelle an der ruhenden Zelle die gleiche bleibt, und c) Combinationen beider Bewegungsformen, als deren specieller Fall das „Wälzen" anzuführen ist. Durch derartige Bewegungen der Zellen eines bestimmten Complexes, bei denen die individuelle Veranlagung der einzelnen Zellen eine bestimmte Rolle zu spielen scheint, ändert sich — wie aus den von Roux genauer beschriebenen Fällen zu ersehen ist — die Configuration des Complexes oft in wunderbarer Weise. Es kommt vor, dass extrem gelagerte Zellen zur Berührung gebracht werden, während mittlere Zellen aus dem Complex ausgeschieden oder an's Ende verlagert werden etc. Manchmal war auch eine merkwürdige Abhängigkeit der Zellbewegungen von anderen in dem Complex sich abspielenden Vorgängen zu erkennen. „Manchmal wird eine einen Zellcomplex berührende Zelle in ihn erst aufgenommen, nachdem eine andere die erstere berührende oder von ihr entfernte Zelle sich getheilt hat oder aus dem Complex mehr oder weniger gelöst worden ist."

Derartiges Zellgleiten ist ein bedeutungsvoller Factor im Entwicklungsgeschehen. Wir haben oben (p. 113) bei der Schliessung der Halbblastulae von Echiniden zur verkleinerten Ganzform davon gesprochen. Im normalen Geschehen ist z. B. die Drehung, welche die Furchungszellen bei dem von Wilson unterschiedenen Spiraltypus erleiden, hierher zu beziehen. Manche der neuerdings von His zusammengestellten Processe gehören hierher etc. Ja, man wird keine Ontogenie beobachten können, bei der nicht Einschlägiges zur Erscheinung käme, wie denn neuerdings besonders Zur Strassen auf derartige typische Verlagerungen der Zellen bei der von ihm genau untersuchten Ontogenie von Ascaris megalocephala hingewiesen hat.

Litteratur.

Roux, W. *Ueber Selbstordnung sich berührender Furchungszellen des Froscheis durch Zellenzusammenfügung, Zellentrennung und Zellengleiten. Arch. f. Entw.-Mech. 3. Bd. 1896.*

His, W. *Ueber mechanische Grundvorgänge thierischer Formenbildung. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Anat. Abth. 1894.*

Zur Strassen, O. *Embryonalentwicklung der Ascaris megalocephala. Arch. f. Entw.-Mech. 3. Bd. 1896.*

V. Veränderung der Verbindungsweise der Elemente untereinander.

Streng genommen gehört das hier Anzuführende bereits zu dem Thema von den histologischen Umwandlungen. Es handelt sich hier vielfach um Abscheidungen z. B. von Kittsubstanzen etc., in so weit die Zellen nicht direct durch protoplasmatische Ausläufer unter einander in Verbindung stehen. Immerhin kommt gerade diesen Processen eine erhebliche Bedeutung für die Formbildung des Embryos zu, und unter diesem Gesichtspunkt soll hier Einiges erwähnt werden.

In so weit Zellmembranen in Frage kommen, würde hier der Ort sein, von der Bedeutung des Dotterhäutchens für die Entwicklung zu sprechen. Bekanntlich hat Braem dem durch die Spannung der Ei-

membran erzeugten Druck einen Einfluss auf die Richtung der Furchungsspindeln zugeschrieben. Nach der Beobachtung von DRIESCH, dass der Membran beraubte Eier von Echiniden sich normal furchen, konnte man geneigt sein, der Dottermembran keinen derartigen Einfluss zuzuerkennen. Es würde nach dieser Hinsicht für das Echinidenei eher die HAMMAR'sche Verbindungsmembran in Frage kommen. Immerhin geht aber aus den p. 44 erwähnten Versuchen von HERBST hervor, dass auch der Dottermembran ein gewisser Einfluss für das Zusammenbleiben der Blastomere zuerkannt werden muss, nämlich für jene Fälle, in denen die HAMMAR'sche Verbindungsmembran für diesen Zweck nicht genügt.

Eine erhebliche Bedeutung für die Formbildung des Embryos kommt der Ausscheidung von Substanzen zu, welche zur Ausfüllung von Lücken zwischen den Zellen bestimmt sind. Wir denken hier zunächst an das Auftreten der Furchungshöhle und die Erfüllung derselben mit einem flüssigen oder gallertigen Inhalt, an die Entstehung der zellfreien Gallerte bei den Hydromedusen, sowie des als Ausscheidung einer epithelialen Lamelle entstehenden Bindegewebes bei Amphioxus etc., — Bildungen, welche zu den Formationen der Bindesubstanzgruppe hinüberleiten, andererseits aber auch zum Theil als phylogenetische Vorstufen der Körperflüssigkeiten mit geformten Inhaltskörpern zu betrachten sein dürften. Wenn es auf den ersten Blick scheinen möchte, als wenn diese Körperhöhlen erfüllenden Zellabscheidungen in ihren Gestaltungsverhältnissen von der Form und Lage der umgebenden epithelialen Schichten abhängig seien, so ist doch andererseits auf das Quellungsvermögen derselben hinzuweisen, durch welches sie zu einer selbstständigen Volumsvergrösserung befähigt erscheinen, eine Eigenschaft, welche für Formveränderungen des Gesammtorganismus von Bedeutung werden kann. — Verhältnisse, auf welche wir besonders durch die Untersuchungen von HERBST (vgl. oben p. 48) aufmerksam geworden sind. Durch derartiges Dehnungswachsen kann auch der histologische Character der umschliessenden Epithellamellen in nicht unerheblichem Maasse beeinflusst werden.

VI. Veränderung der Structur der Elemente.

Hierher würden alle Veränderungen zu rechnen sein, welche auf die Ausbildung des histologischen Characters der Gewebe Bezug haben. Wir denken hierbei im Allgemeinen zunächst an jene Differenzirungserscheinungen, durch welche die Elemente zur Ausübung der Functionen des ausgebildeten oder doch selbstständig functionirenden (Larven-)Zustandes befähigt werden. Wir werden aber nicht vergessen dürfen, dass auch den früheren Entwicklungsstadien, ja selbst den Keimzellen ein bestimmter histologischer Character mit Hinsicht auf die ihnen zukommenden Functionen zuzuschreiben ist, worauf nebst Anderen auch DRIESCH gelegentlich hingewiesen hat.

Es ist nicht unsere Absicht, auf das weite Gebiet der Histogenese hier näher einzugehen. Erwähnt sei bezüglich der Eintheilung der hier in Frage kommenden Veränderungen die von HATSCHEK aufgestellte Unterscheidung von autoplasmatischen und apoplasmatischen Structuren. Zu den ersteren gehören solche, die wir noch dem Protoplasma zurechnen können, an denen aber gewisse Plasmafunctionen in erhöhtem Maasse zu beobachten sind (Muskelsubstanz,

Nervensubstanz), während als apoplasmatische Zellstructuren Differenzirungen (zum Theil Plasmaproducte) verstanden werden, welche vom Plasma so erheblich verschieden sind, dass sie demselben nicht zugerechnet werden können (Flüssigkeitsvacuolen, Fett, Pigment, Skeletbildungen, Secrete, Intercellularsubstanzen, Cuticulae etc.).

Litteratur.

Hatschek, B. *Lehrbuch der Zoologie. Jena. 1888—1889.*

E. Reizwirkungen.

Die im Vorhergehenden behandelten cellulären Elementarprocesse stellen complexe Componenten des Entwicklungsprocesses im Sinne von Roux dar. Es sind durchwegs Functionen der lebenden Substanz, welche einer weiteren Zerlegung in die einfacheren, aus der Mechanik, Physik und Chemie bekannten Componenten derzeit noch nicht zugängig sind. Wir haben bei der Frage nach den letzten Ursachen der im Vorstehenden beschriebenen Erscheinungen immer auf den uns noch unbekannten Chemismus der lebenden Elemente, auf unbekannte feinere Structuren oder auf den noch nicht ergründeten Mechanismus der Bewegungserscheinungen verweisen müssen. In dieser unserer Unkenntniss der hier vorliegenden, jedenfalls sehr complicirten Verhältnisse mag vielleicht der Grund gelegen sein, warum die im Bereiche des lebenden Organismus zu beobachtenden Veränderungen für uns durchwegs den Character des Räthselhaften an sich tragen, insoferne wir den auf eine Einwirkung zu Tage tretenden Effect auf Grund der uns aus dem Anorganischen bekannten Factoren niemals vorherzusagen in der Lage sind. Wir bezeichnen solche den Character des Unerwarteten besitzende Veränderungen an lebenden Organismen als Reizwirkungen, und zwar besonders in jenen Fällen, in denen zwischen der bewirkenden Ursache (dem Reiz) und dem zu Tage tretenden Effecte ein beträchtlicher quantitativer Unterschied besteht, insoferne die bei dem Reiz verbrauchte Energiemenge von der bei der Wirkung zur Verwendung kommenden um ein Erhebliches übertroffen wird. Derartige Reizwirkungen besitzen Auslösungscharacter. Auslösungserscheinungen sind auch aus dem anorganischen Gebiete bekannt, z. B. ist die Entzündung eines Pulverfasses durch den hineinfallenden Funken, das Herabrollen eines Körpers auf einer schiefen Ebene nach einem geringen Anstoss, das Oeffnen des Ventils bei einer Dampfmaschine, wodurch dieselbe in Betrieb gesetzt wird, eine Auslösungserscheinung.

Wir müssen demnach jetzt die Entwicklungsprocesse unter dem Gesichtspunkte der Reizwirkungen betrachten. Wir folgen hierbei einer wichtigen, dieses Gebiet behandelnden Schrift von Herbst, welcher eine systematische Zusammenstellung der hier in Frage kommenden Processe versucht hat. Im Uebrigen sei auch auf O. Hertwig's Zusammenstellung verwiesen. Es ist einleuchtend, dass uns hierbei die Trennung von äusseren und inneren Ursachen der Ontogenese nur in secundärer Weise beschäftigen wird, da Reizwirkungen sowohl durch äussere Einwirkungen als auch durch Einwirkung der Theile des Organismus auf einander zu Stande kommen können.

In allgemeiner Hinsicht haben wir hervorzuheben:

1. Das Specifische der Reizwirkung. Es ist eine bekannte Thatsache, dass sehr nahe stehende Organismen auf denselben Reiz in sehr verschiedener Weise reagiren, und ebenso ist die Reaction einzelner Theile eines Organismus auf denselben Reiz eine sehr verschiedenartige. Andererseits ist es bekannt, dass ein und dieselbe Reizwirkung durch sehr verschiedene auslösende Factoren activirt werden kann. Die specifische Reizwirkung beruht eben auf der eigenthümlichen Structur, auf inneren Bedingungen des dieselbe zeigenden Systems.

2. Die räumliche Trennung von Reizempfangsstelle und Wirkungszone. Es findet vielfach eine mehr oder weniger weit sich erstreckende Reizleitung statt.

3. Die zeitliche Trennung von Reizung und Reizwirkung. Vielfach ist zu beobachten, dass zwischen dem Momente der Reizempfindung und dem Eintritte der Reaction eine gewisse Zeit verstreicht, welche, wie wir annehmen dürfen, von inneren Umsetzungen in Anspruch genommen wird. Wir sprechen in diesem Falle von der Zeit der „latenten Reizung". Wenn der Fall eintritt, dass die Reizwirkung erst zu beobachten ist oder noch fortdauert, nachdem die Einwirkung der Reizursache sistirt wurde, so spricht man von „Nachwirkungen".

4. Veränderungen der Reizstimmung. Die Reizstimmung kann in verschiedenen Entwicklungsstadien eine verschiedene sein. So sind z. B. nach Stahl die Jugendstadien von Aethalium septicum negativ heliotropisch und positiv hydrotropisch, während die ausgebildeten Stadien das entgegengesetzte Verhalten zeigen. Ferner kann die Reizstimmung durch äussere Agentien verändert werden, z. B. durch die Temperatur. Nach Loeb wird die negative Phototaxis der Polygordius-Larven und Copepoden durch Herabsetzung der Temperatur in eine positive verwandelt. Endlich ist die Reizstärke auf die Reactionsweise von bedeutendem Einflusse. Wir unterscheiden diesbezüglich zunächst ein Minimum (Reizschwelle), ferner bei Steigerung der Reizstärke einen Punkt, der als Optimum zu bezeichnen ist, und bei noch weiterer Steigerung ein Maximum, über welches hinaus die Reizreaction entweder nicht mehr eintritt oder sich in ihr Gegentheil verwandelt, z. B. positive Phototaxis in negative. So hat Pfeffer nachgewiesen, dass für die anlockende Wirkung der Apfelsäure auf die Samenfäden der Farne die Reizschwelle bei 0,001 % der Lösung des apfelsauren Salzes gegeben ist, während Lösungen von 5 % eine abstossende Wirkung erzeugen. Haben sich jedoch die Objecte eine Zeit lang in der 0,001 %igen Lösung befunden, so muss man die Concentration derselben auf das 30-fache steigern, um eine neue Reizwirkung zu erzielen. Es wurde die Reizempfindlichkeit der Samenfäden durch das Verweilen in einer 0,001 %igen Lösung herabgesetzt. Wenn sich die Samenfäden in einer Lösung von 0,05 % befunden haben, so muss die Concentration der Lösung, welche eine neue Reizwirkung zu verursachen im Stande ist, wieder das 30-fache, also 1,5 % betragen. Der Reizzuwachs muss zu der bereits vorhandenen Reizgrösse stets in demselben Verhältnisse stehen, wenn man eine merkliche Reaction erhalten will (Weber'sches Gesetz).

Herbst unterscheidet vor Allem zwei Kategorien von Reiz-

wirkungen, welche für die Processe der Entwicklung von Bedeutung sind: I. Richtungsreize, durch welche die Richtung von Bewegungserscheinungen bestimmt wird, und II. formative Reize, durch welche „in qualitativer Hinsicht“ bestimmte Gestaltungsprocesse inducirt werden.

Litteratur

zu diesem Abschnitt, sowie zu den folgenden:

Davenport, C. B. *Experimental Morphology. I. und II. New York. 1897 u. 1899.*

Driesch, H. *Analytische Theorie der organischen Entwicklung. Leipzig. 1894.*

Driesch, H. *Resultate und Probleme der Entwicklungsphysiologie der Thiere, in: Merkel-Bonnet, Ergebnisse. 8. Bd. 1898.*

Herbst, C. *Ueber die Bedeutung der Reizphysiologie für die causale Auffassung von Vorgängen in der thierischen Ontogenese. I. Th. Biol. Centralbl. 14. Bd. 1894, und II. Th. Biol. Centralbl. 15. Bd. 1895.*

Hertwig, O. *Die Zelle und die Gewebe. II. Buch. Jena. 1898.*

I. Richtungsreize.

Als tactische Bewegungen bezeichnet man das Wandern von frei beweglichen Organismen oder Elementen in der Richtung des ausgeübten Reizes, und man bildet demnach die Ausdrücke: Phototaxis, Oxygenotaxis, Chemotaxis, Cytotaxis etc.

Dagegen werden als tropische Bewegungen Wachsthumsbewegungen nach einer bestimmten, durch einen Reiz bezeichneten Richtung aufgeführt und demnach unterschieden: Chemotropismus, Photo- oder Heliotropismus, Thermotropismus, Galvanotropismus etc.

Während die Pflanzenphysiologen bereits viel hier Einschlägiges beobachtet haben, liegen auf zoologischem Gebiete bisher nur spärliche Ermittlungen vor; wir haben dieselben, in so weit die Reizursache eine äussere war, im I. Capitel, wenn sie eine innere war, im III. Capitel behandelt und können demnach hier kurz darauf hinweisen. Auch sei auf die Zusammenstellungen von Herbst, Driesch und Davenport aufmerksam gemacht.

Chemotaxis spielt vermuthlich eine bedeutende Rolle. So hat His Oxygenotaxis für die Zellen des Lachskeimes, Herbst eine solche für die Furchungszellen bei der superficiellen Furchung der Arthropodeneier und für gewisse Bewegungen der Vitellophagen angenommen (vgl. oben p. 38 und 222). Nach demselben Autor ist das Aufsuchen des Dotters durch die Vitellophagen auf Chemotaxis (Trophotaxis) zurückzuführen. Aehnliches sei zu vermuthen für die Bildung der Schwann'schen Scheiden und Neurilemmata, bindegewebiger und musculöser Hüllen um die Gefässe, für gewisse Vorgänge bei der Entstehung des Polycladendarmes. (Vgl. oben p. 222.) Hierher sind wohl auch zu beziehen die Ermittlungen von Driesch über das Wandern der Kalkbildungszellen (vgl. p. 222) bei Echiniden-Larven und von Loeb bezüglich der Vertheilung der Chromatophoren bei Fundulus-Embryonen (vgl. p. 222). Ferner wurde von Roux sein „Cytotropismus“ auf Chemotaxis bezogen und gleichzeitig auf Hierhergehöriges verwiesen (vgl. p. 225).

Tropismen wurden hauptsächlich an festsitzenden Thieren durch Loeb und Driesch ermittelt. Wir haben oben auf das Vorkommen von Heliotropismus (p. 30), Geotropismus (p. 16), Stereotropismus

(p. 79) verwiesen. Vermuthlich kommt auch dem Chemotropismus für die inneren Gestaltungsvorgänge eine grosse Bedeutung zu. Derartiges vermuthet HERBST für das Auswachsen der Nerven gegen ihr Endorgan (vgl. oben p. 166 und 170), der Drüsenausführungsvorgänge der Turbellarien gegen ihre bestimmte Ausmündungsstelle etc. Man hat auch vermuthungsweise die Vereinigung von Organen bei den bekannten Verwachsungsversuchen von BORN, JOEST u. A. unter diesem Gesichtspunkte betrachtet.

II. Formative oder morphogene Reize.

Dieser Begriff wurde von HERBST im Anschlusse an VIRCHOW und BILLROTH in dem oben (p. 234) gegebenen Sinne definirt. BILLROTH bezeichnet die von Blattläusen, Gallwespen etc. an Pflanzen hervorgerufenen Veränderungen oder das Entstehen von Neubildungen unter dem Einflusse von Stoffwechselproducten gewisser Bacterien als die Wirkung formativer Reize. Von PFEFFER wurden hierher gehörige Erscheinungen als „Induction specifischer Gestaltung" durch äussere Factoren bezeichnet. Es handelt sich hier stets um Gestaltungsprocesse, welche in „qualitativer Hinsicht bestimmt characterisirt sind". Wenn z. B. die als „Klimmer" bekannte Species des wilden Weines (Ampelopsis hederacea) unter dem Einflusse eines Berührungsreizes an den Enden der Ranken Haftpolster entwickelt, so wird hiermit etwas qualitativ Neues gebildet.

Hier schliessen sich an einige Beobachtungen an festsitzenden Thieren, deren wir oben gedacht haben. Wenn nach LOEB die Hydroiden Margelis und Pennaria unter dem Einflusse von Berührung Stolonen produciren, so ist dieser Fall den Thigmomorphosen zuzurechnen (vgl. p. 79). Eine Photomorphose liegt vor, wenn nach DRIESCH bei Sertularella polyzonias die Stolonen zweiter und dritter Ordnung stets an der Lichtseite des Mutterstolos hervorknospen (vgl. p. 30); zu den Barymophosen ist die Beeinflussung der Localisation des Auftretens von Stolonen und Polypen durch die Schwerkraft zu rechnen LOEB, DRIESCH: (vgl. p. 16). Die Entstehung von Hydranthen an abgeschnittenen Stämmchen von Tubularia im freien Wasser ist als Oxygenomorphose zu bezeichnen (LOEB; vgl. p. 39).

Zu den Chemomorphosen würde schliesslich auch zu rechnen sein die hypothetische Wirksamkeit sog. organbildender Stoffe, welche zu Folge gewissen theoretischen Vorstellungen von SACHS und LOEB unter dem Einflusse äusserer Agentien an bestimmter Stelle gebildet oder doch daselbst angesammelt werden, um dort sodann eine Organbildung auszulösen. Bei den neueren Versuchen über das Regenerationsvermögen von Tubularia durch DRIESCH spielt ein sog. hydranthenbildender Stoff in der Gestalt rother Körnchen eine gewisse Rolle, insofern die Geschwindigkeit der Reparationsvorgänge in Relation zu der Menge dieses Stoffes steht. Auch auf die oben erwähnte Bedeutung des Dottersackes von Ilyanassa und verschiedener Substanzen bei Myzostoma wäre hier hinzuweisen.

Den Mechanomorphosen (Wirkungen von Druck und Zug) verwandt ist die Beeinflussung des Furchungsprocesses der Amphibieneier unter der Einwirkung der Centrifugalkraft (vgl. p. 16), ferner die geänderte Anordnung der Knochenbälkchen an schief geheilten Knochen-

brüchen und Anderes (von Roux als functionelle Anpassung bezeichnet) und schliesslich die Entstehung der sog. Reit- und Exercirknochen.

Handelt es sich in den vorerwähnten Fällen vorwiegend um Beeinflussung der Gestaltung durch äussere Reize, so ist doch einleuchtend, dass innere formative Reize für die Erklärung ontogenetischer Vorgänge eine viel grössere Bedeutung für sich in Anspruch nehmen dürften. Bisher ist nur wenig hierüber bekannt. Ein hierher zu rechnender Fall ist die Ermittlung von Herbst, wonach die Entstehung der Pluteusarme durch das Vorwachsen der Kalknadeln (vielleicht durch Berührungsreiz?) ausgelöst wird (vgl. oben p. 47).

Herbst hat die formativen Reize nach ihrer Werthigkeit für die causale Betrachtung der Ontogenese in gewisse Gruppen gesondert. Zunächst sind zu unterscheiden:

a) Ontomorphogene Reize, welche in der normalen Entwicklung eine Rolle spielen, und
b) pathomorphogene Reize, bei der Erzeugung von Bildungen abnormen oder pathologischen Characters. Letztere können als Vergleichsobjecte für die Erforschung der normalen Vorgänge von Bedeutung werden.

Für die ontomorphogenen Reize stellt Herbst folgende Kategorien auf:

I. Localisirende, aber zur Einleitung der Bildungsprocesse an und für sich unnöthige, ontomorphogene Reize. Als Beispiel dient das Verhalten der Pflanze Lepismium radicans aus der Gruppe der Cacteen, bei welcher die Wurzeln an abgeschnittenen Sprossen sich nur an der vom Lichte abgewendeten Seite entwickeln. Das Licht hat hier die Bedeutung eines localisirenden Factors, indem es die Entwicklung von Wurzeln an der ihm zugewendeten Seite hindert und dieselbe auf die Schattenseite einschränkt. Für die Entstehung der Wurzeln ist es aber entbehrlich, da im Dunkeln an allen Seiten Wurzeln hervorwachsen. Es handelt sich demnach hier mehr um eine hemmende Wirkung. Hierher gehört vielleicht die Bestimmung der Stolonenbildung bei Hydroiden unter dem Einflusse von Schwerkraft oder Licht.

II. Zur Einleitung von Bildungsprocessen unumgänglich nothwendige, ontomorphogene Reize. Diese Gruppe umfasst alle jene Reizwirkungen, bei denen der betr. Bildungsprocess durch den Reiz überhaupt veranlasst wird. Hierher gehören:

a) Auslösungsreize im engeren Sinne, deren Wirkung sich dem Oeffnen des Ventils einer zum Gebrauch bereit stehenden Dampfmaschine vergleichen lässt. Es handelt sich also hier nicht bloss um die Localisation der betr. Bildung, sondern um das Entstehen dieser Bildung überhaupt, so z. B. bei der Entwicklung von Haftscheiben an den Ranken des Klimmers unter Einfluss von Berührungsreizen etc.
b) Umschaltungsreize. In gewissen Fällen wird durch einen bestimmten Reiz irgend ein Gestaltungsprocess ausgelöst, während bei Wegfall dieses Reizes sofort ein anderer Gestaltungsmechanismus in Activität tritt. Es handelt sich demnach hier um eine Auswahl zwischen mehreren — meist zwei — Möglichkeiten. Hierher gehören die von De Vries als Dichogenie

angeführten Fälle, bei denen es sich z. B. darum handelt, ob an einer bestimmten Stelle ein grünes Laubblatt oder ein schuppiges Niederblatt entsteht. Von DRIESCH werden hierher gerechnet die Ermittlungen über die Bestimmung des Geschlechts bei Rotiferen, bei denen nach MAUPAS und NUSSBAUM äussere Einflüsse (wie bessere Ernährung) darüber entscheiden, ob Männchen oder Weibchen producirt werden, ferner die Entstehung verschiedenartiger Individuen bei Termiten, Bienen und Ameisen etc.

c) Structurelle Reize, bei denen durch die Reizeinwirkung nicht nur der betr. Gestaltungsprocess ausgelöst, sondern auch in seiner specifischen Wirkungsweise beeinflusst wird. Es handelt sich hier nicht, wie bei den Umschaltungsreizen um eine Wahl zwischen zwei schon vorher bestimmten Gestaltungsmechanismen, sondern um die Abänderung des Gestaltungsmechanismus selbst durch den denselben in Thätigkeit versetzenden Reizeinfluss. Es wird die Structur der Reactionskette verändert. Hierher gehört es, wenn in den HERBST'schen Versuchen mit Lithium-Culturen eine grössere oder geringere Zahl von Blastodermzellen zur Entodermbildung angeregt wird (vgl. oben p. 49). In diesen Fällen, die besonders bei pathologischen Bildungen eine Rolle spielen, handelt es sich um eine „Umwandlung der Specifität" (DRIESCH). Es liegt auf der Hand, dass derartigen Processen eine erhebliche Bedeutung für die Theorie der Variation zukommt, worauf DRIESCH hingewiesen hat.

Die pathomorphogenen Reize werden von HERBST in allotope, metamorphogene und neomorphogene geschieden, bezüglich deren auf die in Rede stehende Abhandlung von HERBST verwiesen sei.

III. Functionelle Reize.

Unter dieser Bezeichnung könnten die von ROUX als „functionelle Anpassung" zusammengefassten Erscheinungen bezeichnet werden, die Thatsache, dass gewisse Organe durch Ausübung ihrer Function gekräftigt werden, indem es in Folge gesteigerten Blutzuflusses[1]) und daraus resultirender besserer Ernährung zur Vergrösserung der einzelnen Elemente (Hypertrophie), eventuell zur Vermehrung derselben durch Theilung (Hyperplasie) kommt, was zum Theil für Drüsen und Muskeln festgestellt zu sein scheint; Thatsachen, denen als Gegenstück die Inactivitätsatrophie gegenübersteht (der Muskeln in Folge von Nichtgebrauch, sowie centraler Nervenenden und gangliöser Centren nach Durchschneidung der Nerven). Ferner ist hierher zu rechnen die bekannte Erscheinung, dass die Anordnung der Spongiosabälkchen des Knochens bei schief geheilten Knochenbrüchen den neuen Verhältnissen angepasst wird und entsprechend den Druck- und Zuglinien eine zweckmässige Abänderung erfährt, sowie manches Andere. DRIESCH, welcher die hierher gehörigen, sichergestellten Thatsachen resumirt und einer kritischen Betrachtung unterzogen hat, sucht dieselben ihres Sondercharacters zu entkleiden, indem er die Fälle von Activitätshypertrophie beim Muskel z. B. im Anschlusse an gewisse

[1]) Gegen die vielverbreitete Ansicht, dass die Erscheinungen der functionellen Anpassung als Folgen der functionellen Hyperaemie zu betrachten sind, hat ROUX Stellung genommen. Vgl. ROUX Ges. Abhandl. 1. Bd. p. 128.

Vermuthungen von LOEB und VERNON auf chemische formative Reize zurückführt, also dieselben als Chemomorphosen betrachtet, während die Veränderungen im Knochen, wie dies schon zum Theil von HERBST geschehen war, als Mechanomorphosen betrachtet werden. Es würde sich sonach der Begriff der „functionellen Anpassung“ nur mehr als teleologischer Collectivbegriff halten lassen, während die einzelnen Fälle den früher erwähnten Kategorien der morphogenen Reize zu subsumiren wären. Wir verweisen bezüglich dieses Capitels, sowie auch hinsichtlich der einschlägigen Litteratur auf die erwähnten Ausführungen von DRIESCH.

Es ist zu erwähnen, dass die gestaltbildende Wirksamkeit functioneller Reize naturgemäss nur in jenen späteren Perioden der Entwicklung statthaben kann, in welchen die Organe bereits zu functioniren begonnen haben, und welche von ROUX als Periode der functionellen Entwicklung der Periode der Organbildung gegenüber gestellt worden ist (vgl. oben p. 5).

Litteratur.

Driesch, H. *Resultate und Probleme der Entwicklungsphysiologie der Thiere, in: Merkel-Bonnet, Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. 8. Bd. (1898.) Wiesbaden. 1899.*

F. Physicalische Componenten.

Die als gestaltende Functionen der lebenden Substanz uns entgegen tretenden complexen Componenten, mit denen wir uns im Vorstehenden beschäftigt haben, sind derzeit noch nicht auf die einfacheren aus Physik und Chemie bekannten Wirkungsweisen zurückzuführen. Wenngleich eine derartige Auflösung derselben bisher noch als ein Zukunftsprogramm zu betrachten ist, so ist doch darauf hinzuweisen, dass nach mancher Richtung bereits hoffnungsvolle Anfänge diesbezüglicher Betrachtungsweise vorliegen. Es sei an die Bestrebungen von BÜTSCHLI, BERTHOLD, QUINCKE, VERWORN und RHUMBLER, die Mechanik der Protoplasmabewegungen aufzuklären, erinnert, sowie an die weiteren zum Theil von denselben Forschern und von LOEB und CONKLIN und vielen Anderen getheilten Bestrebungen dem physicalischen Fundamente der Zelltheilungsvorgänge näher zu treten. Erwähnt sei ferner der neuere Versuch von RHUMBLER, eine Reizerscheinung, die Phänomene der Chemotaxis, als durch einfache chemisch-physicalische Vorgänge bedingt zu betrachten. Hier verdienen auch die Ausführungen von DREYER angeführt zu werden, welcher die complicirten Skeletbildungen vieler niederen Formen aus den Gesetzen der Blasenspannung zu erklären unternommen hat.

Es bleibt uns noch übrig, die Wirksamkeit einfacher physicalischer Componenten in's Auge zu fassen, in so weit dieselben als für die Gestaltbildung der Thiere von Bedeutung erkannt worden sind.

I. Mechanische Massencorrelation.

Dieser Terminus wurde von ROUX eingeführt für die „passive Umformung von Theilen durch sich ändernde Nachbartheile, sowie auch die passive Formung activ sich ändernder Theile durch äussere, der intendirten Aenderung Widerstand leistende Theile“. Die mechanische Massencorrelation ist „als Folge theils des continuirlichen Zusammen-

hangs, theils des räumlichen Zusammengedrängtseins ungleich sich vergrössernder, verkleinernder oder sich umordnender Theile" zu betrachten. Es handelt sich demnach hier um die Wirkungen von Druck, Zug, Spannungsdifferenzen, Widerständen etc. Bekanntlich hat His seiner Zeit derartigen Wirkungsweisen einen beträchtlichen Einfluss für die Ausbildung organischer Gestaltungen, z. B. für das Auftreten von Falten, Knickungen, für die Entstehung der Fossa rhomboidalis u. A., in Anspruch genommen. Es ist aber bezüglich der Verwerthung dieser Componente zur Vorsicht zu mahnen, indem es meist mit beträchtlichen Schwierigkeiten verbunden ist, den Antheil ihrer Wirksamkeit von activen gestaltenden Leistungen der betroffenen Zellen scharf aus einander zu halten. Wir verweisen diesbezüglich auf die ausführlichere Darstellung, die wir oben (p. 219) von diesen Beziehungen gegeben haben, sowie auf die kritischen Bemerkungen von Roux.

Litteratur.

His, W. *Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung. Leipzig.* 1875.

Roux, W. *Beitr. z. Entw.-Mech. d. Embr. I. Zur Orientirung über einige Probleme der embryonalen Entwicklung. Zeitschr. f. Biologie. 21. Bd.* 1885. *Ges. Abh. No.* 18.

II. Osmose.

Auf die Bedeutung osmotischer Vorgänge für die Wachsthumsprocesse des Körpers im Allgemeinen haben wir oben (p. 70 u. 163) mehrfach hingewiesen. Es ist hier nochmals auf die Bedeutung, welche die osmotisch bedingte Wasseraufnahme für das Wachsen der Organismen besitzt (nach Loeb und Davenport, vgl. oben p. 163) aufmerksam zu machen, sowie auf die Annahme von Herbst, dass das Anwachsen des Pluteus hauptsächlich auf osmotische Processe, die sich zwischen der im Innern befindlichen Gallerte und dem umgebenden Medium abspielen, zurückzuführen ist. Wir werden demnach bei eventuell zu beobachtenden Gestaltungsvorgängen, die auf ungleichmässigem Wachsthum der Theile beruhen, auf die geänderten osmotischen Bedingungen des Systems Bezug zu nehmen haben. In wie weit Derartiges bei den Erklärungsversuchen von Herbst bezüglich der specielleren Ausgestaltung seiner Lithiumlarven in Frage kommt, ist auf das oben (p. 49) darüber Gesagte, sowie auf die Originalarbeiten zu verweisen.

III. Oberflächenspannung.

Die Bedeutung der Verhältnisse der Oberflächenspannung für die Gestaltungsvorgänge der Organismen ist neuerdings besonders in den Vordergrund des Interesses gerückt. Bekannt sind die Bestrebungen von Berthold, Bütschli, Quincke, Verworn, Rhumbler u. A., die Gestaltveränderungen des Protoplasmas auf eine durch äussere oder innere Ursachen hervorgerufene Aenderung der Oberflächenspannung zurückzuführen. Während ein Flüssigkeitstropfen mit homogener Oberfläche in einem mit demselben nicht mischbaren Medium die Kugelform anzunehmen sich bestrebt, bewirkt eine Aenderung der Homogenität der Oberfläche locale Abweichungen von dieser Gestalt. Durch Herabsetzung der Oberflächenspannung an einer bestimmten Stelle wird ein

pseudopodienartiges Vorfliessen des Inhaltes erzeugt, während Erhöhung der Oberflächenspannung ein Zurückziehen der Theilchen gegen den Mittelpunkt des Tropfens bewirkt. Auf diese Weise können die verschiedensten activen Gestaltungsvorgänge der Zellen auf veränderte Bedingungen der Oberflächenspannung zurückgeführt werden. Wir sind hier auf dem Wege zu einer physicalisch-chemischen Erklärung der Pseudopodienbildung, der Contractionsvorgänge, der Trennung der Zellen bei der Theilung etc., worüber unter Anderen Verworn's „Allgemeine Physiologie" einzusehen ist. Da wir nach Bütschli berechtigt sind, dem Plasma eine Schaumstructur zuzuschreiben — eine Ansicht, die durch neuere Befunde immer mehr gefestigt wird —, so ist es einleuchtend, dass wir den Verhältnissen der Oberflächenspannung auch für die feineren und feinsten Structuren eine grundlegende Bedeutung zuerkennen müssen.

Bei gedrängter Lagerung folgen Flüssigkeitstropfen, in so weit sie nicht confluiren, dem von Plateau formulirten „Gesetz der kleinsten Flächen", dessen Wirksamkeit man an grossblasigen Schäumen, z. B. an einem Complex von Seifenblasen leicht darstellen kann. Die im freien Zustande wegen ihrer allseitig homogenen Oberfläche kugeligen Blasen drängen sich in diesem Falle in ganz bestimmter Weise gegen einander. Es entstehen polygonal angeordnete Lamellensysteme von ebenen oder gekrümmten Lamellen. Die Anordnung derselben ist eine derartige, dass die Summe der Oberflächen aller zu einem System vereinigten Blasen unter den gegebenen Verhältnissen zu einem Minimum wird. In jeder Kante stossen unter diesen Umständen drei Lamellen zusammen und in jedem Eckpunkte (in welchem sich vier Blasenräume berühren) vier Kanten und sechs Lamellen. Die Krümmung der Lamellen und der Kanten ist von der Grösse der an einander stossenden Blasen abhängig, ebenso die Winkel, unter denen die Lamellen und Kanten an einander stossen. Wenn vier in einem Eckpunkte zusammenstossende Blasen gleich gross sind, so sind die Berührungsflächen derselben eben und die Winkel der in dem Punkte zusammenstossenden Kanten unter einander gleich. Berührt eine kleine Blase eine grössere, so ist die Berührungsfläche zwischen beiden derart gekrümmt, dass sie in den Raum der grösseren Blase convex vorspringt, und zwar ist die Krümmung dieser Lamelle von dem Grössenunterschiede der beiden Blasen abhängig. Wir verweisen bezüglich dieser Verhältnisse auf die Darstellung von Plateau, ferner auf die von Berthold und von Dreyer.

Ueber den Antheil der Oberflächen- oder Blasenspannung an der Ausbildung organischer Gestalten haben verschiedene Autoren gehandelt. So haben vor Allem Berthold und Errera die Uebereinstimmung der Lage der Zellwände in pflanzlichen Geweben mit den oben geschilderten Anordnungsweisen hervorgehoben, und Dreyer hat — wie oben erwähnt — das genannte Princip zur Erklärung der mannigfaltigsten Skeletbildungen niederer thierischer Organismen herangezogen. Uns interessirt hier vor Allem die hauptsächlich von Driesch betonte auffallende Uebereinstimmung der Gestalt und Anordnung der Furchungskugeln mit den Anforderungen des erwähnten Gesetzes. Vor Allem hat es Roux in einer interessanten Studie unternommen, den Antheil der Oberflächenspannung an den Gestaltungsverhältnissen des sich furchenden Amphibieneis schärfer zu präcisiren.

Indem ROUX nach Art des bekannten PLATEAU'schen Versuches einen grösseren Oeltropfen in einem Weinglase in einer Mischung von Alcohol und Wasser derart suspendirte, dass seine Peripherie die Wand des Glases beinahe berührte, und diesen Tropfen sodann vorsichtig mit einem Glasstabe in mehrere theilte, erhielt er Anordnungen von an einander gedrängten Oeltropfen, die in vieler Hinsicht auffallend an Furchungsbilder erinnerten, indem jeder einzelne Tropfen sich abzurunden sucht, aber in diesem Bestreben durch die Widerstände der benachbarten Tropfen und der das Ganze (einer Eimembran vergleichbar) umspannenden Glaswand beeinflusst wird.

Wird der Tropfen zunächst in 2 gleiche Theile getheilt, so ist die Berührungsfläche eben, und die beiden Tropfen werden an einander gepresst, und zwar um so mehr, je geringer der ihnen zur Verfügung

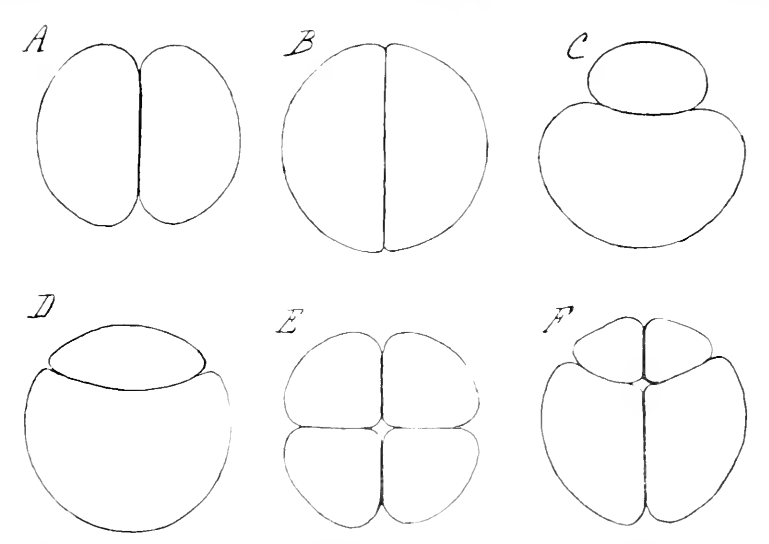


Fig. 105. Anordnung der Oeltropfen bei den Versuchen von ROUX. In *A* und *B* in zwei gleiche Hälften, in *C* und *D* in zwei ungleiche Hälften getheilt. In *E* in vier gleiche Theile, in *F* in zwei kleinere und zwei grössere Theile gesondert.

stehende Raum ist (Fig. 105, *A*, *B*). Wird der Tropfen in 2 ungleiche Theile getheilt, so wölbt sich der kleinere Tropfen in Folge seiner stärkeren Krümmung und dementsprechend seiner grösseren Oberflächenspannung in den grösseren Tropfen ein; „um so stärker, je relativ kleiner er ist, und je stärker die äussere Pressung ist" (Fig. 105, *C*).

Werden die beiden Tropfen der Fig. 105, *A* nochmals gleich getheilt, so erhalten wir die Anordnung der Fig. 105, *E*. Die vier Tropfen ordnen sich so, dass sie im Kreuz gestellt erscheinen und in der Mitte einen kleinen Raum (vergleichbar der Furchungshöhle) frei lassen. Dabei ist es ganz gleichgültig, in welcher Richtung die beiden Tropfen durchschnitten werden. Mag die zweite Durchschneidung auf der ersten senkrecht stehen oder schief ausgeführt sein, immer nehmen die 4 Tropfen, wenn sie gleich gross sind, die geschilderte Anordnung an.

Werden die ungleich grossen Tropfen der Fig. 105, *C* bei der zweiten Theilung symmetrisch durchschnitten, so erhalten wir ein Bild, das sehr an manche Bilder von inaequaler Furchung erinnert (Fig. 105, *F*).

Wenn die beiden Tropfen der Fig. 105, *A* ungleich getheilt werden, derart, dass die beiden kleineren Theilstücke nicht neben

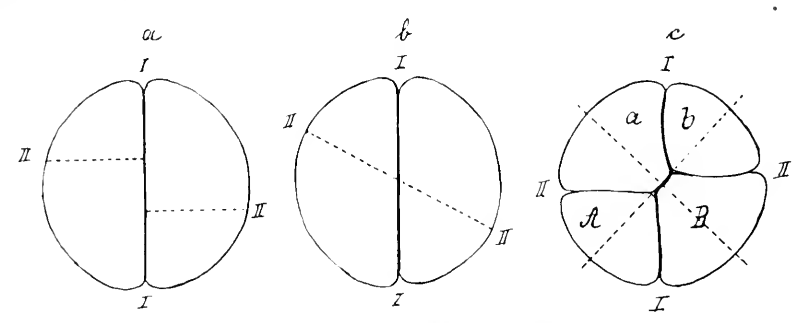


Fig. 106. Anordnung von vier Oeltropfen, welche aus zwei gleich grossen Tropfen durch ungleiche und unsymmetrische Theilung hervorgegangen sind. Die Theilung kann, wie in *a* oder wie in *b* durch die punktirten Linien (II—II) angegeben ist, vollzogen werden. Die definitive Anordnung ist immer die der Figur *c* (nach Roux).

einander liegen, so erhalten wir das in Fig. 106, *c* dargestellte Bild, welches durch das Auftreten der sog. Brechungslinie bemerkenswerth ist, indem die beiden grösseren Tropfen sich in der Mitte berühren und die kleineren gewissermaassen vom Mittelpunkte abdrängen. Auch hier ist es für die schliessliche Anordnung gleichgültig, in welcher Richtung die zweite Durchschneidung ausgeführt wird. Mag sie durch einen Schnitt in schräger Richtung, wie in Fig. 106, *b* angegeben, oder in der durch die punktirten Linien der Fig. 106, *a* angedeuteten Richtung ausgeführt sein, immer wird die endgültige Anordnung der Fig. 106, *c* entsprechen.

Werden die vier gleich grossen Tropfen der Fig. 105, *E* nochmals in radiärer Richtung gleich getheilt, so erhalten wir einen Kranz von 8 gleich grossen Tropfen mit kleiner centraler Furchungshöhle in der Anordnung der Fig. 107, *C*, eine Configuration, welche annähernd dem 8 Zellen-Stadium von Sycandra entspricht. Ueber die Bezeichnungsweise der einzelnen Zellen nach Roux, welche für das Verständniss

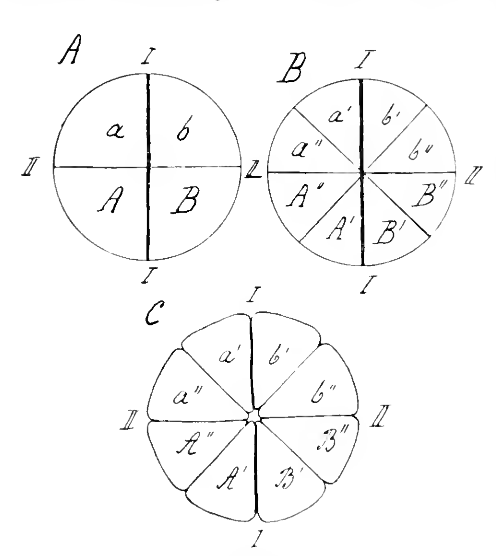


Fig. 107. *A* und *B* Schemata des viergetheilten und des achtgetheilten Tropfens zur Darstellung der Bezeichnungsweise von Roux. *C* der in acht gleiche Theile getheilte Oeltropfen.

des Folgenden zu beachten ist, geben die genannte Figur, sowie die Fig. 107, *A* und *B*, Aufschluss. Die Anordnungsweise von 6 und 8 ungleich grossen Tropfen ist nämlich für das Verständniss ähnlicher Furchungsbilder von erheblicher Bedeutung. Das Grössenverhältniss der einzelnen Tropfen ist durch die den Figuren beigegebenen Gleichungen zum Ausdrucke gebracht.

Werden zunächst die beiden Tropfen *a* und *b* in radiärer Richtung gleich getheilt (Fig. 108, *A*), so werden die beiden grossen Tropfen *A* und *B* von der Peripherie etwas abgedrängt, da die kleineren Tropfen in Folge ihres Rundungsbestrebens sich gegen dieselbe hinziehen. Daher erscheint die Furche II nicht mehr gerade, sondern nach oben convex. Gleichzeitig ist zu bemerken, dass die Tropfen a' und b' mit spitzerem Innenwinkel und näher an das Centrum heranreichen als die Tropfen a'' und b''. Aehnliche — nur entsprechend gesteigerte — Verhältnisse zeigt die Fig. 108, *B*, in welcher die Tropfen *a* und *b* derart ungleich getheilt wurden, dass a' grösser als a'', b' grösser als b''

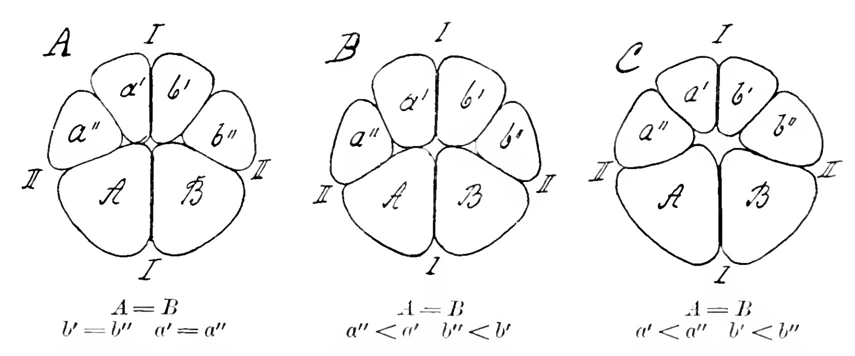


Fig. 108. Anordnungen von sechs Oeltropfen. Zwei von den vier gleichen Tropfen wurden in *A* gleich, in *B* und *C* ungleich getheilt. (Nach Roux.) *I I* Richtung der ersten, *II II* Richtung der zweiten Furche.

ist. Werden dagegen die beiden oberen Tropfen *a* und *b* derart ungleich getheilt, dass a' kleiner ist als a'' und b' kleiner als b'', so treten die Tropfen a' und b' ihrer Grösse entsprechend vom Centrum gegen die Peripherie zurück, und wir erhalten — wie Fig. 108, *C* zeigt — einen etwas grösseren freien Innenraum. Das vorliegende Bild erinnert auffallend an die Anordnungen bei vielen inaequal sich furchenden Eiern.

Weitere Verschiebungen ergeben sich, wenn nun auch die Tropfen *A* und *B* getheilt werden. Werden zunächst die Tropfen *a* und *b* derart inaequal getheilt, wie dies zur Erzielung der Fig. 108, *B* geschehen ist, und sodann auch die Tropfen *A* und *B* in gleichem Sinne, so resultirt das symmetrische Bild der Fig. 109, *A*, in welchem die 4 grösseren Tropfen den Mittelpunkt berühren, während die 4 kleineren sich gegen die Peripherie zurückgezogen haben. Werden dagegen *A* und *B* derart getheilt, dass der Grössenunterschied ihrer Theilstücke nur ein geringer, jedenfalls viel geringer ist als der der Abkömmlinge von *a* und *b*, so resultirt das Bild der Fig. 109, *B*, an welchem die walzenförmige Compression der Zellen a' und b' besonders deutlich hervortritt. Eine ähnliche Anordnung zeigt auch

Fig. 109, *C*, bei welcher schon die vier ersten Tropfen von ungleicher Grösse, nämlich *a* kleiner als *A*, *b* kleiner als *B*, gewählt waren.

Von Interesse sind die Verschiebungen, welche erfolgen, wenn die ungleiche Theilung nicht, wie bisher, rechts und links symmetrisch vollzogen wird, sondern asymmetrisch, so dass a'' kleiner als a', da-

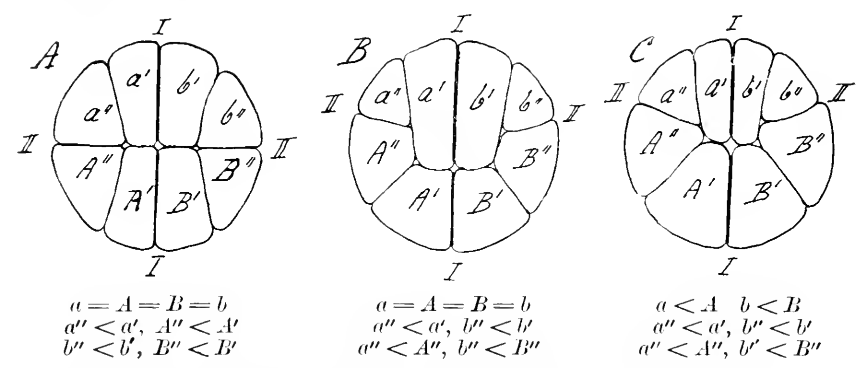


Fig. 109. Anordnungen von acht Oeltropfen, bei denen die Theilung rechts und links symmetrisch vollzogen wurde. (Nach Roux.)

gegen b' kleiner als b'' formirt wird. Wir erhalten in diesen Fällen Specialtypen, wie sie durch die Fig. 110, *A* und *B* dargestellt sind. Es ist bei diesen auf die erhebliche Brechung, welche die primären Furchen I und II erleiden, hinzuweisen.

Wir haben bei den oben erwähnten Fällen mehrfach zu beobachten Gelegenheit gehabt, dass ein grösserer Tropfen, der von zwei

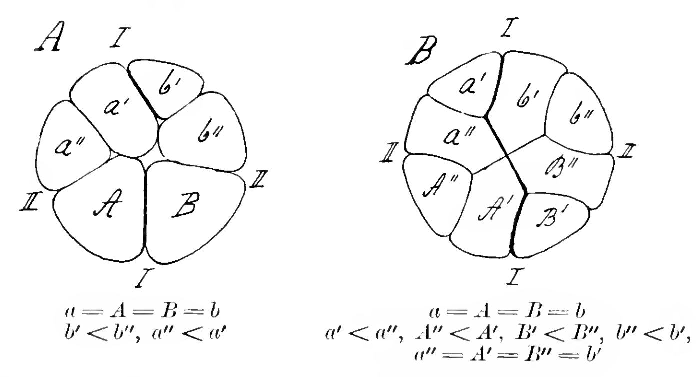


Fig. 110. Anordnung von sechs und acht Oeltropfen bei rechts und links asymmetrisch durchgeführter Theilung. (Nach Roux.)

kleineren flankirt wird, von denselben mehr oder weniger eingeengt und von der Peripherie abgedrängt wird. Er nimmt in Folge dessen eine Walzenform an. Im weiteren Verlaufe eines derartigen Processes kann es geschehen, dass der Tropfen, vollständig von der Oberfläche abgedrängt, in das Centrum des ganzen Systems geräth, — ein Process, der an das Einwandern von Mesenchymzellen in die Furchungshöhle erinnert und durch die Fig. 111, *A*, *B*, *C* erläutert wird, wobei

Fig. 111, *A* (ein Kranz von 8 Zellen, von denen *a''* nur ein Weniges grösser ist) nur eine erfundene, in Wirklichkeit aber niemals realisirbare Ausgangsform darstellt, weil 8 Tropfen von ungleicher Grösse niemals in eine derartig reguläre Anordnung zu bringen sind.

Aus diesen und weiteren Versuchen, bezüglich deren auf die Arbeit von Roux verwiesen sei, ergibt sich, dass in geeigneten Systemen von Oeltropfen verschiedener Grösse, die durch Druck zusammengehalten werden, unter dem Einflusse der Oberflächenspannung Configurationen entstehen, die den Furchungsbildern der Eier vielfach ausserordentlich ähnlich sind. Trotzdem nun zweifelsohne die Oberflächenspannung ein bei der Anordnung der flüssigen Blastomere wirksamer Factor ist, glaubt Roux doch vor einer Ueberschätzung dieser Componente warnen zu sollen. Ein genauer Vergleich der Furchungsbilder des Froscheis mit den Oeltropfensystemen ergab vielfach Abweichungen sowohl hinsichtlich der Grössenverhältnisse der Blastomere als auch in Bezug auf weitere Merkmale secundärer Natur. In ähnlicher Weise zeigte sich, dass bei Versuchen,

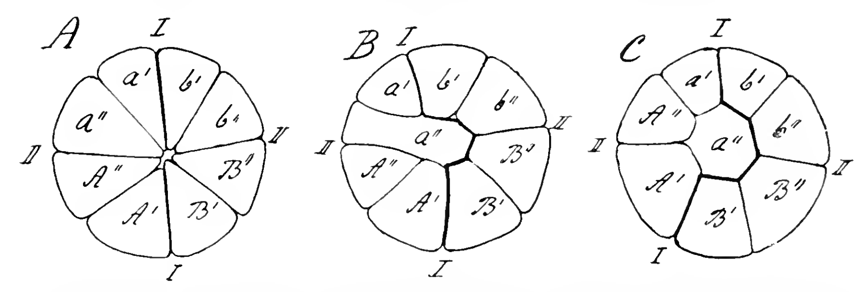


Fig. 111. Drei Stadien des Hineinrückens einer ursprünglich etwas grösseren Zelle *a''*; das erste Schema nur erdacht, nicht in Wirklichkeit realisirbar. (Nach Roux.)

einzelne Blastomere des 4- und 8zelligen Stadiums der Froscheier durch Anstich und Extraovatbildung künstlich zu verkleinern, die Blastomere durch nachträgliche Verschiebung zwar in vielen Fällen eine den Gesetzen der Oberflächenspannung entsprechende Anordnung annehmen, in anderen Fällen trat jedoch dieser Erfolg nicht oder doch nicht in dem erwarteten Grade ein. Man muss in diesen Fällen entweder Hemmungen der intendirten Umordnung annehmen oder dieselben auf ein mangelndes Rundungsbestreben der Blastomere zurückführen. Die angeführten Thatsachen brachten Roux zu dem Schlusse, dass für die Anordnung der Blastomere nicht so sehr die Oberflächenspannung, sondern eine complexe Componente maassgebend sei, welche den Anordnungen und Gestaltungen der Oeltropfen gleichende oder ähnliche Gestaltungen auf andere Weise hervorbringt. Als auf einen solchen Factor wird vor Allem hingewiesen auf die Ursachen, welche die Richtung und Lage der Theilungsfläche der Furchungszellen bestimmen.

Wir müssen gestehen, dass uns die kritischen Bemerkungen, welche Driesch gegen die Ausführungen von Roux gemacht hat, berechtigt erscheinen. Wie schon erwähnt, betrachtet Driesch die Oberflächenspannung als einen sehr bedeutungsvollen Factor bei der Gestaltung der Furchungsbilder. Dass sie thatsächlich in Wirksamkeit,

ist ebensowenig zu bezweifeln, wie dass sie im Stande ist, sämmtliche an den Furchungsbildern zu beobachtenden Configurationen hervorzurufen. Wenn zwischen den Verhältnissen der Oeltropfen und des sich furchenden Eis im Einzelnen Differenzen bestehen, so deutet dies auf Complicationen (Bedingungen des Systems), welche bei den einfacher liegenden Verhältnissen der Oeltropfen bisher noch nicht zu realisiren sind. Das Gleiche gilt bezüglich der Einwendungen, welche Zur Strassen gegen die Annahme der Wirksamkeit der Oberflächenspannung an der Ausgestaltung und den Verschiebungen im Embryo von Ascaris megalocephala erhoben hat.

Litteratur.

Berthold, G. *Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig. 1886. 7. Capitel.*

Dreyer, F. *Die Principien der Gerüstbildung bei Rhizopoden, Spongien und Echinodermen. Jena. Zeitschr. f. Naturw. 26. Bd. 1892.*

Driesch, H. *Resultate und Probleme der Entwicklungsphysiologie der Thiere, in: Merkel-Bonnet, Ergebnisse. 8. Bd. 1898.*

Errera, L. *Sur une condition fondamentale d'équilibre des cellules vivantes. Bull. Société belge de Microscopie. Tom. 13. 1886, und Compt. Rend. Ac. Sc. Paris. 1886.*

Plateau, J. *Statique expérimentale et théorique des liquides. Paris. 1873.*

Roux, W. *Ueber die Bedeutung geringer Verschiedenheiten der relativen Grösse der Furchungszellen für den Character des Furchungsschemas nebst Erörterung über die nächsten Ursachen der Anordnung und Gestalt der ersten Furchungszellen. Arch. f. Entw.-Mech. 4. Bd. 1896.*

G. Besondere vitale Componenten?

Wir haben im Vorhergehenden die complexen Componenten des Entwicklungsgeschehens betrachtet, in so weit sie sich als Functionen der lebenden Substanz dem Begriffe der Reizwirkungen im weitesten Sinne unterordnen lassen, ferner die wichtigeren physicalischen Componenten, deren Wirksamkeit bisher erkannt wurde. Es fragt sich, ob wir mit diesen Componenten zur Erklärung der Entwicklungsvorgänge ausreichen, und ob die Möglichkeit abzusehen ist, „die thierische Ontogenie in eine Reihe von Inductionserscheinungen aufzulösen“ (Herbst), oder ob noch weitere Componenten angenommen werden müssen. Nach dieser Richtung ist vor Allem auf den neueren Standpunkt von Driesch zu verweisen, welcher aus dem Problem der Localisation der Entwicklungsprocesse zur Ansicht geführt wurde, dass noch besondere, vitale Componenten, die er sich bildlich als Fernkräfte wirksam denkt, angenommen werden müssen. Wir sind noch nicht überzeugt, dass die erstere, oben angeführte Möglichkeit derzeit bereits als vollkommen ausgeschlossen zu betrachten ist, und schliessen uns diesbezüglich den Ausführungen von Hanstein an. So viel wir sehen, geht Driesch von einem früher von ihm aufgestellten Begriffe der „Positionswirkungen“ aus. Während aber Driesch in seiner „Analytischen Theorie“ die Möglichkeit in's Auge fasste, die Positionswirkungen auf Induction zurückzuführen, nimmt er jetzt zur Erklärung derselben eigene Wirkungsweisen an. Die Unsicherheit, in der wir uns nach dieser Richtung derzeit befinden, ist von Morgan in einigen beherzigenswerthen Bemerkungen zum Ausdruck gebracht worden.

Litteratur.

Driesch, H. *Entwicklungsmech. Studien. No. X. Ueber einige allgemeinere entwicklungsmechanische Ergebnisse. Neapl. Mittheilungen. 11. Bd. 1895. Aufstellung des Begriffes der Position.*

Driesch, H. *Analytische Theorie der organischen Entwicklung. Leipzig. 1894.*

Driesch, H. *Die Localisation morphogenetischer Vorgänge. Ein Beweis vitalistischen Geschehens. Arch. f. Entw.-Mech. 8. Bd. 1899.*

Driesch, H. *Resultate und Probleme der Entwicklungsphysiologie der Thiere, in: Merkel-Bonnet, Ergebnisse. 8. Bd. 1898.*

v. Hanstein. *Referat über Driesch: Die Localisation etc. Naturw. Rundschau. 15. Jahrg. 1900.*

Morgan, T. H. *Some Problems of Regeneration. Biol. Lect. Woods Holl. (1897 bis 1898.) Boston. 1899.*

H. Die Phylogenie als erklärender Factor für das Specifische der Gestaltungen.

Wenn es möglich wäre, die gesammte Ontogenese irgend einer Form derart causal zu überblicken, dass uns jeder einzelne Entwicklungsprocess in seinem Verhältnisse von Ursache und Wirkung verständlich wäre, so hätten wir doch noch kein Verständniss dafür gewonnen, warum gerade die vorliegende Form mit allen Merkmalen, die mit Rücksicht auf die Lebensbedingungen derselben so sehr den Character der Zweckmässigkeit an sich tragen, erzeugt wird. Eine gewisse causale Erklärung im weiteren Sinne eröffnet sich uns nach dieser Richtung durch die historische Betrachtungsweise, indem wir den ganzen Mechanismus der Ontogenie als das Resultat eines in der Reihe der Vorfahren der betreffenden Form vor sich gegangenen Entwicklungsprocesses betrachten und an der Hand des sog. biogenetischen Grundgesetzes unter Berücksichtigung der Thatsachen der vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte diesen in der Stammesgeschichte abgelaufenen Entwicklungsprocess zu reconstruiren versuchen. Eine causale Erklärung des letzteren im strengen Sinne würde sich nur ermöglichen lassen, wenn wir den beiden uns hier entgegentretenden complexen Componenten der Vererbung und Variation in exacterer Weise näher zu treten in der Lage wären. Es eröffnet sich hier ein neues und weiteres Gebiet der Entwicklungsphysiologie, als dessen Zukunftsprogramm eine auf exacter Grundlage beruhende Theorie der Artumwandlung zu betrachten wäre. Die hier in den Vordergrund tretende Frage, auf welchen Bedingungen die Entstehung vererbungsfähiger Abänderungen und ihre weitere Erhaltung beruht, ist bereits vielfach und nach verschiedenen Richtungen in Angriff genommen worden. Die Einzelergebnisse der vergleichenden Morphologie hinsichtlich der Stammesgeschichte der Organismen würden dann nur als speciellere Anwendung dieser allgemeinen Theorie zu betrachten sein. Naturgemäss wird diesen specielleren stammesgeschichtlichen Forschungen mit Rücksicht auf die geringe Kenntniss, die wir von den Lebensbedingungen der Vorzeit besitzen, stets in hohem Grade der Character des Hypothetischen anhaften. Nichtsdestoweniger wird diesen Versuchen mit Rücksicht auf die Nöthigung, den Zusammenhang der Formenreihen systematisch zu überblicken, immer eine gewisse Bedeutung zuerkannt werden müssen.

Zweiter Abschnitt.

Die Geschlechtszellen, ihre Entstehung, Reifung und Vereinigung.

Von den Zellen des Metazoenkörpers zeichnet sich eine bestimmte Gruppe durch besondere Form, Grösse und Structur vor den anderen aus: es sind die Geschlechtszellen, welche uns in den beiden Geschlechtern in verschiedener Gestalt, nämlich als Eier und Spermatozoen, entgegen treten. Indem die Zellen der Erhaltung der Art, der Fortpflanzung dienen, stehen sie im strengen Gegensatz zu den übrigen Zellen des Körpers, den somatischen Zellen, welche als Bestandtheile der Gewebe und Organe den verschiedenen Functionen des Körpers obliegen. Der Gegensatz zwischen somatischen und Propagationszellen ist bei manchen Thieren bereits in sehr früher Embryonalzeit scharf ausgeprägt, während bei anderen Thieren selbst im ausgebildeten Zustand Geschlechts- und Körperzellen schwer von einander zu unterscheiden sind. Wir werden von diesen wichtigen Verhältnissen in der Folge noch wiederholt zu sprechen haben[1].

Indem wir den Unterschied zwischen den somatischen und Propagationszellen betonten, beschränkten wir unsere Betrachtung von vornherein auf die geschlechtliche Fortpflanzung, die eben dadurch charakterisirt ist, dafs jene beiden Zellarten im Körper hervorgebracht werden, durch deren Vereinigung später der Grund zur Bildung eines neuen Individuums gelegt wird. Diese Form der Fortpflanzung stellen wir denjenigen Modi gegenüber, bei denen der Ursprung des neuen Individuums nicht auf eine Zelle (bezw. die beiden vereinigten Geschlechtszellen), sondern vielmehr auf einen ganzen Zellencomplex von grösserem oder geringerem Umfang zurückzuführen ist. Dies gilt für die verschiedenen Formen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung. Der Antheil vom Körper des elterlichen Individuums, welcher in das neue Individuum übergeht, ist bei ihnen, wie schon erwähnt, ein verschieden grosser; so kann bei der Theilung ein sehr beträchtlicher Theil des alten Individuums mit den hauptsächlichsten Organen desselben in das neue Individuum einbezogen werden. Bei der Knospung dagegen pflegt es ein weniger

---

[1]) Man vgl. p. 300, 305, 326 u. 329, sowie die speciellen Ausführungen über die frühzeitige Differenzirung der Geschlechtszellen am Ende dieses Capitels, Anhang II.

umfangreicher Bezirk zu sein, der aber immerhin verschiedene Organanlagen enthält, oder an dessen Bildung verschiedene Keimblätter theilnahmen. Auch bei den Gemmulae der Spongien und den Statoblasten der Bryozoen ist es ein in diesen Fällen freilich noch weniger ausgedehnter Zellencomplex, der sich vom elterlichen Körper ablöst. Falls sich diese letzteren Fortpflanzungskörper thatsächlich auf einige wenige und schliesslich auf eine einzige Zelle zurückführen liessen, würde ihre Entwicklung ähnlich wie diejenige der Keimballen in den Sporocysten und Redien der Trematoden als Parthenogenese und somit als eine modificirte Form der geschlechtlichen Fortpflanzung aufgefasst werden können, d. h. ihr Ausgangspunkt würde eine unbefruchtet sich entwickelnde Eizelle gewesen sein.

In Ei und Spermatozoen haben wir es mit denjenigen Zellen zu thun, durch deren Vereinigung im Befruchtungsact der Ausgangspunkt für die Entwicklung eines neuen Individuums gegeben ist. Die Kenntniss dieser Zellen ist somit von Wichtigkeit, und sie lässt sich in genügender Weise nur durch das Studium ihrer Entstehung erlangen. Dies gilt sowohl für das Ei wie für das Spermatozoon, in weit höherem Maasse jedoch für das letztere, dessen ganzer Bau ohne die Kenntniss seiner Entstehungsweise unverständlich sein würde. Im ausgebildeten Zustand pflegen die beiderlei Geschlechtszellen bekanntlich stark von einander zu differiren, während sie beide von ziemlich gleichartigen Stadien ausgehen. Die Umänderungen, welche die Geschlechtszellen entsprechend ihrer Function in den späteren Stadien ihrer Ausbildung erfahren, sind ganz besonders weitgehende bei der männlichen Zelle, so dass deren Zellcharacter nur schwer noch erkennbar ist. Wir werden also nicht nur der Morphologie, sondern auch der Genese der Geschlechtszellen unsere Aufmerksamkeit zu widmen haben.

Wie die Beschaffenheit der Geschlechtszellen und besonders des Eis für die Entwicklungsvorgänge von Bedeutung ist, so ist dies auch hinsichtlich des Befruchtungsacts der Fall, und für seine Beurtheilung erweisen sich wieder die ihn vorbereitenden Erscheinungen, Samen- und Eireifung, von Wichtigkeit. Auch diesen Vorgängen wird also eine eingehende Behandlung zu widmen sein. Voranstellen werden wir die Betrachtung derjenigen der beiden Geschlechtszellen, welche unter Umständen auch ohne Hinzutreten der anderen sich zu dem neuen Organismus zu entwickeln vermag, die Eizelle.

IV. Capitel.

Ei und Eibildung.

I. Morphologie des Eis.

Das thierische Ei tritt uns in seiner primitivsten Form bei den niedersten Metazoen, nämlich bei den Poriferen und Hydroiden, entgegen. Bei ihnen kann es noch eine Zelle darstellen, welche amöboid gestaltet und bis zu einem gewissen Grad mit activer Beweglichkeit ausgestattet ist. Die jüngeren Eier der Spongien machen im Parenchymgewebe Ortsveränderungen durch, welche denen einer Amöbe nicht unähnlich sind (p. 294, sowie Fig. 151), und auch bei den Hydroidpolypen treten amöboid bewegliche Eier auf, die durch ihre zahlreichen Pseudopodien ein rhizopodenartiges Aussehen gewinnen (Fig. 112). Mit der weiter unten zu besprechenden eigenartigen Form der Eibildung bei den Hydroiden hängt es zusammen, dass bei ihnen die Eier verhältnissmässig weite Wanderungen im Körper durchzumachen haben und somit von ihrer amöboiden Beweglichkeit vollen Gebrauch machen (Fig. 152—155, p. 296). Auch bei denjenigen Thierformen, deren junge Eier eine amöboide Gestalt besitzen, bleibt diese doch nicht auf die Dauer erhalten, sondern mit seiner zunehmenden Ausbildung rundet sich das Ei ab (Fig. 153 p. 296 und Fig. 151 p. 295, sowie Fig. 170 p. 314).

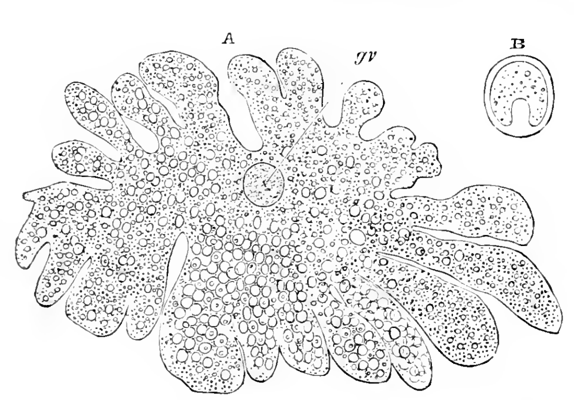


Fig. 112. *A* Ei von Hydra mit Pseudopodien, *B* Pseudozelle aus dem Ei (nach KLEINENBERG, aus BALFOUR's Handbuch).
gv Keimbläschen.

Die Form des Eis, zumal im ausgebildeten Zustand, ist meistens eine kugelige bis ovale; selten weichen die Eier von dieser regel-

mässigen Gestalt ab, wie z. B. diejenigen der Echinorhynchen, welche Spindelform annehmen, wenn sie ausgebildet sind. Sehr schwankend sind die Grössenverhältnisse der Eier, indem sie sich von microscopischer Kleinheit bis zu dem beträchtlichen Umfang eines Vogeleis bewegen. Von der Grösse des Mutterthiers ist dies nicht abhängig, indem beispielsweise der Mensch oder grössere Säugethiere fast microscopisch kleine Eier (von etwa 0,2 mm Durchmesser) besitzen, die weit kleineren Vögel jedoch Eier von recht ansehnlicher Grösse aufweisen. Die Grösse der Eier steht im Zusammenhang mit der Ablagerung von Nähr- und Reservestoffen in ihrem Innern, wovon noch die Rede sein wird.

Die Zahl der erzeugten Eier ist bei den Thieren eine ausserordentlich verschiedene; sie hängt zum grossen Theil mit vom Volumen der Eier ab und steht im directen Zusammenhang mit den günstigen oder ungünstigen Lebensbedingungen, welche die abgelegten Eier finden. Die im Nest untergebrachten und von der Mutter behüteten Eier der Vögel haben weit mehr Aussicht, zur Entwicklung zu gelangen als die frei in's Wasser entlassenen Eier der Fische, erstere erzeugen daher weniger, letztere eine grosse Anzahl von Eiern. Die Grösse und Zahl der Eier steht vielfach auch im Zusammenhang mit dem Fehlen oder Vorhandensein einer Metamorphose; dementsprechend findet man selbst bei verwandten Formen erhebliche Differenzen, so bringen die Decapoden des Meeres, z. B. Palinurus, Scyllarus, verhältnissmässig kleine und zahlreiche Eier hervor, während die Süsswasserformen (Astacus) grosse Eier in geringerer Zahl erzeugen. Im letzteren Falle muss das Nährmaterial für den bis zu hoher Ausbildungsstufe sich entwickelnden Embryo im Ei aufgespeichert werden, während derselbe im anderen Falle auf niederer Entwicklungsstufe als Larve das Ei verlässt und diese nunmehr im Verlauf ihres freien Lebens das für die weitere Ausbildung nöthige Nährmaterial erwirbt. Mit der Rückbildung der Metamorphose kann also gleichzeitig eine Vergrösserung der Eier Hand in Hand gehen.

Bei einem so complicirten Entwicklungsgang, wie ihn beispielsweise die Cestoden und Trematoden aufweisen, gehen ausserordentlich viele, ja die meisten Eier und Larven zu Grunde, ehe einige davon zu völliger Ausbildung gelangen; es wird daher bei diesen wie bei anderen parasitischen Würmern eine enorme Menge von Eiern hervorgebracht, während die ihnen nahe stehenden Würmer (Turbellarien), welche ihre Eier gut geschützt in Cocons ablegen, worin die ganze Entwicklung durchlaufen wird, eine ungleich geringere Anzahl von Eiern erzeugen. Die grosse Fruchtbarkeit der Parasiten ist dadurch ermöglicht, dass ihnen zumeist ein Ueberfluss von Nahrung zugeführt wird, ohne dass sie von den assimilirten Stoffen nennenswerthe Verausgabungen zum Zweck der Locomotion zu machen haben, wobei noch hinzukommt, dass auch andere Organsysteme eine Rückbildung erlitten und in Folge dessen eine weit geringere oder gar keine Stoffzufuhr nöthig haben. Aus demselben Grunde findet sich auch öfters eine besonders grosse Zahl von Eiern bei den festsitzenden Formen; hat man doch aus diesem Ueberschuss an Nahrung das Auftreten und die grosse Verbreitung der Knospung bei festsitzenden Thieren erklärt.

Gelegentlich, wenn auch im Ganzen recht selten kommen bei ein und derselben Thierart Eier von verschiedener Form und Grösse

vor, wir erinnern an die sogen. **Winter- und Sommereier (Dauer- und Subitaneier)** der Daphnoiden und Rotatorien[1]). Die auf parthenogenetischem Wege sich entwickelnden Sommereier der Daphnoiden sind weniger dotterhaltig und mit einer dünnen Hülle umgeben, während die befruchtungsbedürftigen Winter- oder Dauereier einen grossen Dotterreichthum zeigen und durch eine dickere Hülle geschützt sind; ihre Entwicklungsdauer ist eine längere, und daher müssen sie widerstandsfähiger sein. Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei den Räderthieren, bei denen die befruchtungsbedürftigen Dauereier vor den dünnschaligen, parthenogenetischen Sommereiern ebenfalls durch eine dickere Hülle ausgezeichnet sind.

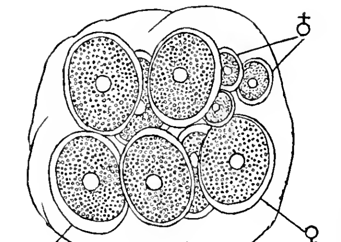


Fig. 113. Eicocon von Dinophilus apatris, mit grösseren Eiern (♀), aus denen Weibchen, und kleineren (♂), aus denen Männchen hervorgehen (Original).

Bei den Rotatorien kommt zu dem genannten Dimorphismus der Eier noch hinzu, dass eine dritte Art Eiform gebildet werden kann, nämlich bedeutend kleinere Eier, aus denen sich auf parthenogenetischem Wege nur Männchen entwickeln, während bei denjenigen Species, welche sich derartig verhalten, aus den vorerwähnten beiden Eiformen anscheinend nur Weibchen hervorgehen. Grössere Eier, die sich zu Weibchen und bedeutend kleinere, die sich zu Männchen entwickeln, finden sich auch bei Dinophilus und werden hier gleichzeitig von demselben Weibchen abgelegt (Fig. 113). Auch die beiderlei Geschlechtsthiere von Phylloxera vastatrix gehen aus verschieden grossen Eiern hervor; überhaupt erzeugen die einzelnen parthenogenetischen und rein geschlechtlichen Generationen der Reblaus Eier, die bezüglich ihrer Grösse und Schale recht different sind.

1. Keimbläschen und Keimfleck.

Das Ei hat den Werth einer Zelle, wie schon aus dem Verhalten der oben erwähnten primitiven Eiformen hervorgeht, und wie es die Eier auch der höchstorganisirten Thierformen, zumal bei ihrer Entstehung und Ausbildung, ohne Weiteres erkennen lassen. Wir sprechen hier zunächst nur von denjenigen Eiern, an welchen sich die Reifungsvorgänge noch nicht abgespielt haben (man vgl. hierzu p. 293). Diese Eier besitzen zumeist einen sehr umfangreichen Protoplasmaleib und einen grossen Kern. Ausser durch seine bedeutende Grösse zeichnet sich der Kern des noch nicht gereiften Eis durch seine helle, bläschenförmige Beschaffenheit aus (Fig. 114), wegen welcher er von seinen ersten Beobachtern als „Vesicula germinativa“, Keimbläschen, bezeichnet wurde (Purkinje 1825).

Das Keimbläschen zeigt in den verschiedenen Ausbildungsstufen der Eier eine recht differente Form und Structur. Im Allgemeinen von kugelrunder oder zuweilen ellipsoidischer Gestalt, gibt es diese regelmässige Form zuweilen auf und sendet längere oder

[1]) Die sog. Sommer- und Wintereier der Turbellarien (Mesostoma) beanspruchen eine andere Bedeutung (vgl. p. 364).

kürzere, oft pseudopodienartige Fortsätze in das umgebende Eiplasma aus (Fig. 114 u. 120, sowie Fig. 218 p. 361). Seine Abgrenzung gegen das Eiplasma ist vielfach undeutlich, so dass von einer Membran nicht immer die Rede ist. Die Bildung von Fortsätzen, welche später wieder eingezogen werden, hängt mit der Ernährung des Keimbläschens selbst und wohl noch mehr mit derjenigen des Eis zusammen, welche vom Kern beeinflusst wird (Fig. 120 p. 258 u. 218 p. 361). Dementsprechend kann das Keimbläschen auch seine gewöhnlich ungefähr centrale Lage verlassen, um sich dem Herd einer intensiveren Ernährungsthätigkeit der Eizelle zu nähern, wie dies z. B. in den Ovarien der mit Nährzellen versehenen Insecten zu beobachten ist (Fig. 217 p. 360). Mit einer Einflussnahme auf das Wachsthum des Eis ist jedenfalls auch der besonders in jüngeren Stadien oft enorm grosse Umfang des Keimbläschens zu erklären (Fig. 213 u. 218 p. 357 u. 361), der dann später gegenüber der zunehmenden Masse des Eikörpers wieder zurücktritt. Ausserordentlich verschiedenartig stellt sich die Structur des Keimbläschens dar, und auch sie steht jedenfalls im engsten Zusammenhang mit den Umänderungen, welche der Eikörper während seiner Ausbildung und seines Wachsthums durchmacht. Das Keimbläschen kann mit einem mehr oder weniger dichten Netz- oder Fadenwerk chromatischer und achromatischer Substanz erfüllt sein, zwischen welche sich vielfach verschieden geformte Ballen von nucleolenartiger Beschaffenheit einlagern. Letztere bilden jedoch durchaus keinen nothwendigen Bestandtheil des Keimbläschens und fehlen oftmals ganz. Die netzförmige Structur und das Chromatin überhaupt tritt mehr zurück, wenn das Ei sich dem Stadium der Reifung zu nähern beginnt. Das Keimbläschen nimmt damit seine characteristische bläschenartige Form an, sein wenig färbbarer Inhalt wird von einzelnen Chromatinsträngen durchzogen, und es ist von einer scharf ausgeprägten Membran umgeben, was in früheren Stadien durchaus nicht immer der Fall war. Die Structur des Keimbläschens wird später noch genauer zu betrachten sein, wenn es sich um die Darstellung der Reifungserscheinungen handelt (Cap. VI).

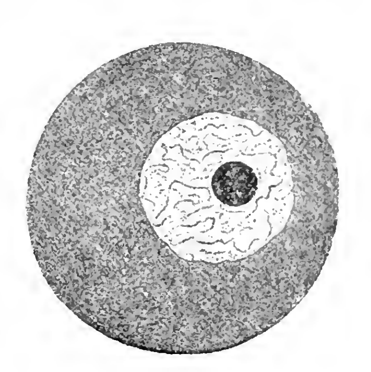


Fig. 114. Ei von Asterias glacialis im conservirten und gefärbten Zustande, mit Keimbläschen und Keimfleck (Durchschnitt).

Das Keimbläschen enthält in vielen, wenn nicht den meisten Fällen einen Nucleolus, den sogen. Keimfleck, von seinem Entdecker, R. Wagner (1836), als „Macula germinativa“ bezeichnet (Fig 114). Wie die Nucleolen überhaupt ist dies ein etwas räthselhaftes Gebilde, welches schwindet, wenn sich das Keimbläschen in die Richtungsspindel umwandelt, wobei seine Substanz möglicher Weise in manchen Fällen zur Ausbildung der Chromosome mit aufgebraucht wird, in anderen Fällen jedoch sicher nicht, da der Keimfleck noch neben der Spindel im Eikörper vorhanden sein kann (Fig. 115), wie dies an den Eiern von Medusen (Häcker 1892), Hirudineen (O. Hertwig 1877), Myzostoma (Wheeler 1897 und Kostanecki 1898), Araneïnen und

Gastropoden (Obst 1900, J. Wagner 1896) beobachtet wurde. Uebrigens müssen wir in dieser Hinsicht auf das Capitel über Eireifung verweisen.

Der Keimfleck zeichnet sich durch sein intensives Färbungsvermögen aus; er ist bis zu einem gewissen Grade wandlungsfähig; jedenfalls kann er sich mit dem Wachsthum des Eis vergrössern und zu einem recht bedeutenden Umfang heranwachsen (Fig. 116). In seinem Innern treten oft Vacuolen auf, die bei grösserer Zahl schliesslich eine schaumige Structur des Keimflecks hervorrufen können (Fig. 116) oder, wenn sie zusammenfliessen, eine Aushöhlung desselben mit sich bringen. Solche ausgehöhlte Keimflecke mit anfangs noch dicker, später jedoch sehr dünner Wandung (Fig. 115), die dann wie aufgebläht erscheinen, trifft man z. B. in den älteren Eierstockseiern der Spinnen, auch bei Gastropoden an (P. Obst 1900). Die letzteren wie auch die Lamellibranchiaten, Anneliden und noch andere Thierformen zeichnen sich ausserdem durch das Vorkommen mehrtheiliger Keimflecke aus (Fig. 117 *A* u. *B*). Mit einem intensiv färbbaren verbindet sich ein anderer, weniger stark färbbarer Abschnitt eines Kernkörpers, welche sich ausserdem verschiedenen Farbstoffen gegenüber recht different verhalten und ganz verschiedenartige Gestaltungsverhältnisse zeigen. Eine Zusammenstellung dieser von Flemming, O. Hertwig, Wilson u. A. beobachteten eigenartigen Gestaltungsverhältnisse der Keimflecke ist in der oben erwähnten Arbeit von Obst gegeben.

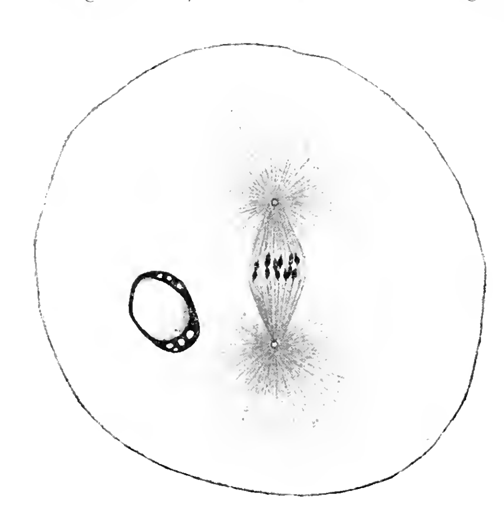


Fig. 115. Durchschnitt eines Eis von Limax maximus mit der ersten Richtungsspindel und dem daneben liegenden ausgehöhltem Keimfleck (nach P. Obst).

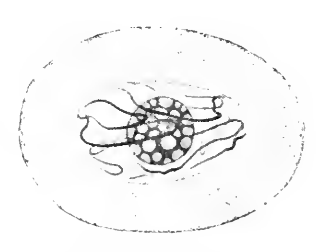


Fig. 116. Keimbläschen mit Keimfleck und Chromatinfaden von Ophryotrocha puerilis; umgeben vom Eiplasma.

Bisher war nur von einem Keimfleck die Rede, und man könnte ihn, wie es auch geschehen ist, als den Hauptkeimfleck bezeichnen, da neben ihm noch andere auftreten, die in Folge eines geringeren Färbungsvermögens weniger in die Augen fallen, oft auch kleiner sind; man nennt sie Nebenkeimflecke, ohne damit über ihre Bedeutung Bestimmtes aussagen zu können. Zu dem in manchen Eiern anfangs allein vorhandenen einen Keimfleck können später andere hinzukommen, die sich dann entweder in der oben erwähnten Weise als Nebennucleolen von ihm

unterscheiden lassen, oder aber es zeigen sämmtliche Nucleolen die gleiche Beschaffenheit: so findet sich z. B. im Keimbläschen der Amphibien eine grössere Zahl Nucleolen vor. Es scheint, als ob gelegentlich mehrere kleine Nucleolen zu einem grösseren Keimfleck verschmelzen und andererseits grössere in eine Anzahl kleinerer zerfallen können.

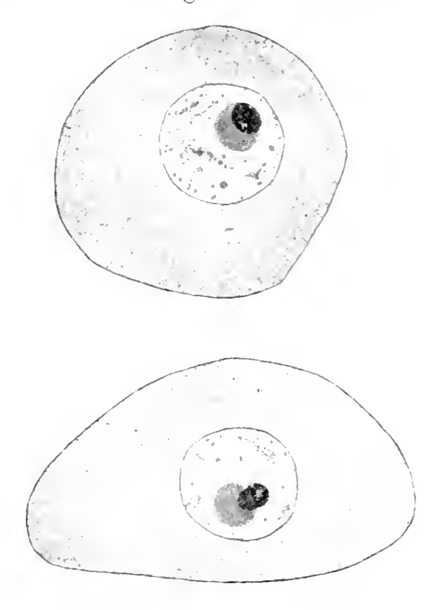


Fig. 117. Eierstocksei von Unio batavus (*A*) und Limax maximus (*B*) mit Keimflecken aus zweierlei Substanz (nach P. OBST).

Man sieht daraus, dass das Verhalten der Keimflecke ein recht verschiedenartiges ist, und zwar kann dies bei ganz nahe verwandten Arten der Fall sein, während weit aus einander stehende Formen oft recht übereinstimmende Verhältnisse aufweisen. Man braucht daher auf diese offenbar mit der Ernährung und dem Wachsthum des Eis in Beziehung stehenden Gestaltungsverhältnisse kein besonderes Gewicht zu legen, und da sie mehr für die Zellenlehre von Bedeutung sind, soll hier nicht im Einzelnen auf sie eingegangen werden. Eine grössere Aufmerksamkeit ist dem morphologischen und physiologischen Verhalten der Einucleolen in den neueren Arbeiten von HÄCKER (1893), WOLTERECK (1898) und MUNSON (1898) gewidmet worden; besonders eingehend hat sie neuerdings MONTGOMERY (1899), sowie zuletzt auch Schockaert (1901) behandelt.

Ausser dem Keimbläschen kann sich im Körper des Eis noch eine Sphäre mit Centrosoma (Fig. 128—130), sowie ein anderes Gebilde finden, welches man als Dotterkern bezeichnet, wovon weiter unten (p. 263), sowie im Capitel über die Eireifung noch die Rede sein wird.

2. Ooplasma, Dotter und Dotterbildung.

Der Körper der Eizelle oder das Ooplasma, wie wir ihn nennen wollen, zeigt bei den einzelnen Thierarten eine höchst verschiedenartige Bildung, und zwar beruht dies hauptsächlich auf der mehr oder weniger reichen Einlagerung von Nährsubstanzen. Da diese letzteren vielfach recht selbstständig bleiben, so hat man sie als Deutoplasma (E. VAN BENEDEN) oder Nahrungsdotter von dem eigentlichen Protoplasma oder dem sogen. Bildungsdotter unterschieden. Als Eidotter schlechthin bezeichnet man vielfach den ganzen Eikörper (Ooplasma). Wir werden vom „Dotter“ nur als der Nährsubstanz (dem Deutoplasma) des Eis gegenüber dessen Protoplasma sprechen.

Aus dem Abschnitt über die Eibildung wird sich ergeben, dass die Eier stets aus kleinen dotterarmen oder vielmehr im Anfang des Dotters gänzlich entbehrenden Zellen hervorgehen, und dass die Einlagerung der Nährsubstanzen in das Ooplasma erst allmälig erfolgt.

Die Eier vieler Thiere bleiben in so fern auf einem recht ursprünglichen Zustand stehen, als ihr Dottergehalt ein sehr geringer ist. Solche dotterarme Eier finden sich in fast allen Abtheilungen des Thierreichs, von den Cölenteraten bis zu den Wirbelthieren, obwohl diese letzteren wie auch die Arthropoden sich im Allgemeinen durch den Besitz besonders dotterreicher Eier auszeichnen.

Der Dotter wird im Ei selbst gebildet, und zwar aus Nährsubstanzen, die von aussen her in das Ei gelangt sind, sei es nun, dass dieses in der Leibeshöhle oder im Hohlraum der Gonade direct von einer ernährenden Flüssigkeit umspült und durchtränkt wird, sei es, dass andere, speciell für die Ausbildung des Eis vorhandene (Epithel- oder Nähr-) Zellen an dasselbe die von ihnen vorbereitete Nährsubstanz abliefern. Im letzteren Falle lassen sich unter Umständen, wie z. B. in den Insecteneiern, kleinste Körnchen erkennen, welche allem Anschein nach von den Follikel- oder Nährzellen direct an das Ei abgegeben werden. In anderen Fällen bilden sich die ebenfalls in Form von Körnchen oder Kügelchen auftretenden Vorstufen des eigentlichen Dotters aus den in das junge Ei eingedrungenen flüssigen Substanzen heraus. Mit dem Auftreten der geformten Bestandtheile ändert sich die Structur des Ooplasmas. Während sich dieselbe bei den jüngsten Eiern von derjenigen anderer Zellen kaum unterscheidet, treten später im Protoplasma Vacuolen und in diesen die Dotterkörner auf, anfangs nur vereinzelt, weiterhin immer zahlreicher und schliesslich so dicht gedrängt, dass die Dottersubstanz die Hauptmasse des Eis ausmacht und das Protoplasma nur noch als ein sehr dünnwandiges Maschenwerk dazwischen erscheint. Letzteres gilt wenigstens für die sehr dotterreichen Eier, bei denen sich die Dotterkörner so dicht an einander drängen, dass kaum noch etwas von Protoplasmasträngen zwischen ihnen nachweisbar ist: bei den weniger dotterreichen Eiern bleiben die Zwischenräume zwischen den Dotterkörnern weiter, und das Protoplasma überwiegt also mehr. Auf diese Weise ist eine alveoläre Structur des Ooplasmas zu Stande gekommen, welche secundärer Natur ist; doch zeigt das Cytoplasma des Eis auch ursprünglich einen wabigen oder alveolären Bau, wie dies besonders aus den Untersuchungen von Bütschli (1892) und E. B. Wilson (1899) hervorgeht.

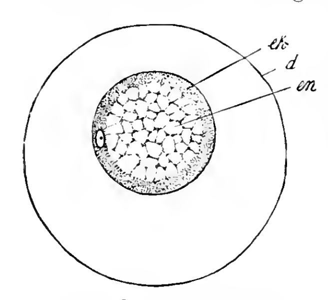


Fig. 118. Ei von *Lampetia pancerina*. (Nach Chun.) *d* Dotterhaut, *ek* Exoplasma, *en* Endoplasma.

Es sei an dieser Stelle erwähnt, dass die Eier mancher Medusen (Geryonia), der Siphonophoren und Ctenophoren in so fern eine besondere Differenzirung aufweisen, als bei ihnen eine dichtere, körnige Aussenschicht (Exoplasma) von einer vacuolisirten, schaumigen Innenmasse (Endoplasma) zu unterscheiden ist (Fig. 118 und Fig. 20 A p. 29 I. Aufl. Spec. Theil), welche letztere (bei den Ctenophoren) auch als aus dichtgedrängten, durchsichtigen Dotterkugeln bestehend aufgefasst wird (E. Ziegler: Arch. f. Entw.-Mech. 7. Bd. p. 36).

Die Bildung der geformten Dottermasse erfolgt seltener im ganzen Ei gleichmässig; vielfach sieht man sie an einzelnen Complexen desselben vor sich gehen, um sich von ihnen aus allmälig über das ganze Ei zu verbreiten; unter Umständen ist die Randparthie in der

Ausbildung des Dotters bevorzugt, während hingegen bei anderen Eiern die Dottermasse zuerst inmitten des Eis und besonders in der Umgebung des Keimbläschens auftritt. Die Umlagerung des Keimbläschens mit einer körnigen Substanz ist eine recht häufige Erscheinung (Fig. 168 *C* p. 311); ihre Beziehung zur Dotterbildung ist neuerdings von CRAMPTON (1899) in sehr instructiver Weise für das Ascidienei dargestellt worden. In jungen Eizellen erscheint am Keimbläschen eine Anhäufung unregelmässig vertheilter Körnchen, welche sich später zu einem massigeren Gebilde zusammenballen (Fig. 119 *A*), wie wir es ähnlich als Dotterkern kennen lernen werden (p. 263). Später erfährt dieser Körnchencomplex eine Auflockerung, und man bemerkt jetzt in der Umgebung des Keimbläschens eine Menge dichter oder weniger dicht gelagerter, sehr feiner Körnchen (Fig. 119 *B*). Diese zerstreuen sich schliesslich im ganzen Eikörper (Fig. 119 *C*); später nehmen sie an Grösse zu, und mit dem weiteren Wachsthum der Eizelle erscheinen die Dotterkörner noch mehr vergrössert (Fig. 119 *D* und *E*); zwischen ihnen treten noch wieder kleinere Körnchen auf.

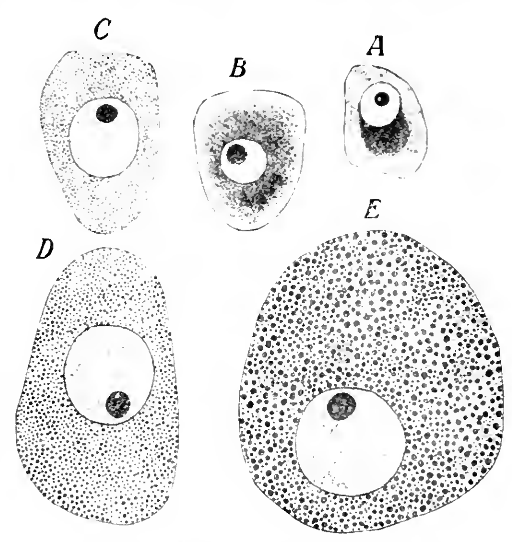


Fig. 119. Oocyten verschiedener Altersstadien von Molgula, die Vorstufen (*A*—*C*) und allmälige Ausbildung der Dottersubstanz zeigend. (Nach CRAMPTON.)

Aus den mitgetheilten Beobachtungen schliesst CRAMPTON mit Recht auf eine Einflussnahme des Kerns bei der Bildung des Dotters. Den gleichen Schluss hatte man auch schon früher aus der häufig zu beobachtenden Umlagerung des Keimbläschens durch eine Körnchenzone gezogen (Fig. 218 p. 361), und entsprechend deutet man das zeitweise Schwinden seiner Umgrenzung, sowie die damit im Zusammenhang stehenden Structurveränderungen in seinem Innern. Eine ähnliche Bedeutung beansprucht das Auftreten von Fortsätzen am Keimbläschen, die sich oft tief hinein in das Ooplasma erstrecken und in manchen Fällen speciell gegen die Anhäufung der Nährsubstanz gerichtet sind, wie dies beispielsweise bei Insecten (Fig. 218) und auch an Spinneneiern, letzteres durch VAN BAMBEKE (1897), beobachtet wurde (Fig. 120).

Wie schon erwähnt, besitzt das Keimbläschen öfters in früheren Stadien der Eibildung einen ausserordentlich grossen Umfang, während es in späteren Stadien viel kleiner erscheint; man darf deshalb annehmen, dass es einen Theil seiner Substanz an das Ooplasma abgegeben hat. Ein derartiges Verhalten ist bei Insecten, aber auch bei anderen Thieren zu beobachten. Man hat übrigens wiederholt von einer Abgabe geformter Substanz aus dem Keimbläschen in das Ooplasma gesprochen und darin

gewissermaassen eine Antheilnahme an der Dotterbildung sehen wollen. Es besteht eine Reihe von Beobachtungen, besonders an Insecten- und Amphibieneiern, wonach knospenartig kleine Theile vom Keimbläschen sich loslösen und im Ooplasma vertheilen sollten, bezw. Theile der geformten Substanz oder nucleolenähnliche Gebilde aus dem Keimbläschen heraustreten [1]). Obwohl in die betreffenden Angaben vielfach Zweifel gesetzt wurde, und bei manchen derselben gewiss mit vollem Recht, sind sie doch zu oft und für ganz verschiedene Objecte wiederholt worden, als dass man nicht thatsächlich das Bestehen derartiger Beziehungen zwischen Keimbläschen und Ooplasma als wahrscheinlich ansehen dürfte. Auch an den Eiern der Ascidien hat man immer wieder derartige Be-

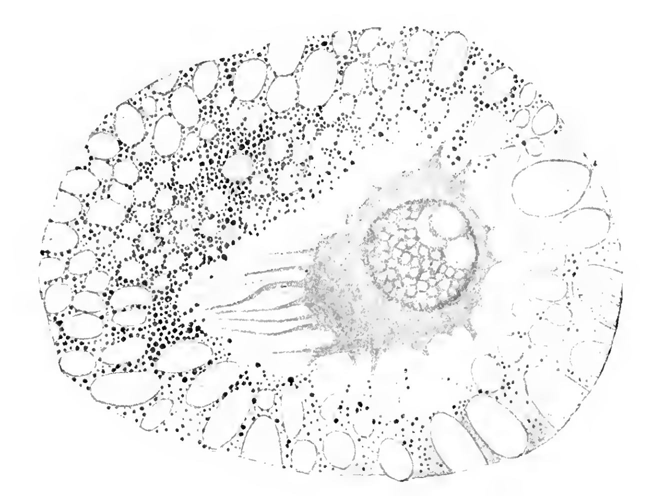


Fig. 120. Keimbläschen mit umgebendem Ooplasma während der Bildung des Dotters, von Pholcus phalangioides (nach Ch. van Bambeke).

Ein Büschel besonders langer Pseudopodien des amöboiden Keimbläschens ist gegen eine dichtere Ansammlung von Fettkörnchen gerichtet.

obachtungen gemacht, doch hängt diese Frage hier unmittelbar mit derjenigen von der Entstehung der Testazellen zusammen, die später noch zu berühren sein wird (p. 321). Neuerdings bringen van der Stricht (1898) und Schockaert (1901) bei Turbellarieneiern die Auswanderung von Chromatinkörnern aus dem Keimbläschen in ganz directe Beziehung zur Dotterbildung.

Vom Keimbläschen ausgehend sind in einigen Fällen, und zwar bei ganz verschiedenen Thieren, zarte, membranartige Bildungen beobachtet worden, welche, sich trichterförmig verjüngend, nach der Peripherie verlaufen, so bei Teleostiern (Leuciscus und Lota) nach van Bambeke (1883) und bei Caudina (nach Gerould 1896). Bei der letzteren Form zieht die intravitelline Membran nach der Micropyle hin, bei Leuciscus kann sie mit einem peripher gelegenen dotterkernartigen Gebilde in Verbindung stehen. Die Vermuthung liegt nahe, dass es sich um eine mit der Ernährung und Ausbildung des Eis in Beziehung stehende Einrichtung handelt.

Was man mit dem Namen „Dotter" belegt, sind chemisch sehr verschiedene Substanzen. Aus gewissen Färbungen und Reactionen, welche die im Dotter enthaltenen Substanzen mit dem Chromatin gemeinsam haben können, schloss man auf eine mit dem letzteren übereinstimmende chemische Zusammensetzung dieser Körper und weiterhin in manchen Fällen auf ihre nucleäre Entstehung; in Wirk-

[1]) Man vgl. hierzu auch die für den „Dotterkern" gemachten Angaben (p. 268), sowie die von Ch. van Bambeke (1893) für das Knochenfischei.

lichkeit findet sich aber im Dotter kein Nucleïn, sondern es kommen nur die in ihrer chemischen Structur abweichenden Paranucleïnstoffe vor, wie durch A. Kossel nachgewiesen wurde.

Die in den Kernen der sich entwickelnden Eier und speciell auch in deren Chromatin enthaltenen Nucleïne sind nicht im Dotter vorgebildet vorhanden, sondern werden erst während der Entwicklung neu gebildet (Kossel 1886, Tichomirow 1885); dies geschieht unter dem Einfluss des Protoplasmas, der im Ei thätigen Substanz. Von Kossel wurde gezeigt, wie der Gehalt an Nucleïnen mit der fortschreitenden Entwicklung des Eis zunimmt, während sie im unentwickelten Ei (wohl mit Ausnahme der im Ei- bezw. in den Furchungskernen enthaltenen) gänzlich fehlten.

Im Betreff der Zusammensetzung des Dotters handelt es sich grösstentheils um Eiweisskörper, die gelöst, in flüssiger und halb flüssiger Form, jedoch auch in fester Beschaffenheit vorhanden sind; ausserdem finden sich fettartige Substanzen; desgl. treten sogen. Oeltropfen im Ei oft in enormer Grösse auf (Fig. 210 p. 354). Beiderlei und noch manche andere Substanzen kommen im Eidotter gemischt vor, übrigens ist dessen Beschaffenheit in den einzelnen Stadien der Eibildung und Embryonalentwicklung eine recht verschiedenartige; die sogen. Protolecithe oder Vitellogene, welche dem endgültigen Dotter vorangehen, besitzen jedenfalls eine andere Zusammensetzung als dieser selbst. Dies drückt sich auch im morphologischen Verhalten der Dotterelemente aus, so findet man bei manchen jüngeren Eizellen anfangs eine gleichartige, maschige Structur des Ooplasmas, die später in eine mehr feinkörnige übergeht, worauf dickere Balken und Stränge im Plasma auftreten, bis diese unregelmässige Structur abermals einer granulirten Platz macht, die allmälig immer gröbere Dotterkörner aufzuweisen beginnt. Solcher Beispiele mit andersartiger und wechselnder Structur des Dotters liessen sich viele anführen; sehr eingehend hat z. B. F. Sarasin (1883) am Reptilienei die Entstehung und Anlagerung der Dotterelemente untersucht und festgestellt, dass sie dort vom Centrum ausgehend in concentrischen Schichten erfolgt.

Die Form der Dotterelemente und die Beschaffenheit des Dotters überhaupt ist bei den einzelnen Thierarten eine recht verschiedene. Während er bei einigen in seiner Gesammtheit eine fast flüssige Masse darstellt, zeigt er bei anderen eine zähe Consistenz; bei microscopischer Betrachtung kann er recht gleichmässig aus kleinen Körnchen zusammengesetzt erscheinen, oder es treten neben kleineren grössere Dotterkugeln auf. Nicht immer zeigen die Dotterelemente Kugelform, sondern sie besitzen bei manchen Teleostiern (Cyprinoiden), sowie speciell bei den Selachiern und Amphibien die Gestalt von krystalloiden Plättchen oder Täfelchen (Leydig 1852, His 1900, Rückert 1899 u. a.); bei den Insecten treten sie gelegentlich in Form unregelmässiger Schollen auf, obwohl bei derartigen und anderen abweichenden Gestalten der Formbestandtheile des Dotters die Vermuthung nahe liegt und auch ausgesprochen worden ist, dass es sich mehr oder weniger um Kunstproducte handeln möchte, wie sie sich bei der Behandlung mit Reagentien ergeben. Es ist also zur Beurtheilung dieser Dinge die Untersuchung am frischen Object nöthig, wie dies auch neuerdings wieder von W. His (1900) betont wird.

Sehr verschieden ist die Färbung des Dotters und das durch sie bedingte Aussehen des Eis; selten ist er farblos, so dass auch das

dotterhaltige Ei die Durchsichtigkeit dotterarmer Eier bewahrt; öfter ist er opak und von gelblicher Färbung; auch andere Färbungen (roth, violett, blau u. s. f.) treten an ihm auf, und derartig gefärbte Eier sind dann meistens sehr undurchsichtig und für das Studium der Entwicklung am lebenden Object wenig geeignet. Ausnahmsweise, wie bei dem Amphibien- und speciell beim Froschei, kommen in den Eiern Pigmente vor, welche ihnen oder doch einem Theil derselben (beim Amphibienei der animalen Hälfte) ein gefärbtes, in diesem Fall schwarzes Aussehen verleihen. Eine eigenartige Pigmentirung findet sich bei Strongylocentrotus lividus vor, indem ein unter der Ei-Oberfläche gelegenes gelbrothes Pigment einen breiten, mehr dem vegetativen Pol genäherten Ring um das Ei bildet (Boveri, Verhandl. Phys. Med. Ges. Würzburg. 34. Bd. 1901).

Es sei nur kurz erwähnt, dass im Ooplasma ebenso wie auch im Keimbläschen oder diesem eng anliegend krystallähnliche Gebilde gelegentlich angetroffen werden, die wohl als Proteïnkrystalle aufzufassen sind, und die man wie die geformten Bestandtheile des Deutoplasma selbst als Reservematerial anzusehen geneigt ist (van Bambeke 1898).

Von anderen speciellen Bildungen, wie sie sich gelegentlich im Ooplasma finden, z. B. den Pseudozellen von Hydra (Fig. 112 p. 250), soll später noch die Rede sein.

Im Deutoplasma sehr dotterreicher Eier, wie derjenigen der Vögel, kann eine Differenzirung desselben in einzelne Schichten eintreten; so unterscheidet man am Vogelei einen gelben und weissen Dotter. Der erstere macht bei Weitem die Hauptmasse des Dotters aus und setzt sich aus mehreren concentrischen Schichten zusammen (Fig. 144 p. 281); er besteht aus gelblich gefärbten, sehr zartwandigen und leicht zerstörbaren Bläschen, welche einen feinkörnigen Inhalt aufweisen. Der weisse Dotter ist aus kleineren, farblosen Kügelchen zusammengesetzt, die einige stark lichtbrechende Tröpfchen enthalten. Es sind dies jene Bildungen im Dotter, welche man früher als zelliger Natur ansah, und welche His im Anklang daran jetzt als „Dottercytoide“ bezeichnet. Es sei hier noch erwähnt, dass im Vogelei der weisse Dotter eine dünne Schicht in der Umgebung des gelben Dotters und ausserdem eine stärkere Anhäufung unter der Keimscheibe bildet (Fig. 144); übrigens gehen beide Dotterarten an der Grenze ineinander über.

Derartige Differenzirungen der Eizelle stehen jedenfalls mit ihrer bedeutenden Grössenzunahme im Zusammenhang, und diese ist auf die enorme Anhäufung von Dottersubstanz im Ei zurückzuführen; dadurch kommt es zur Ausbildung der ausserordentlich dotterreichen Eier, wie man sie bei den Insecten, Cephalopoden und Wirbelthieren, besonders bei den Reptilien und Vögeln, findet. Zu welchem bedeutenden Umfang aber auch das Ei heranwächst, so ist doch festzuhalten, dass es (abgesehen von seinen noch zu erwähnenden Hüllen) den Werth einer Zelle bewahrt, was gegenüber anders lautenden, freilich jetzt als überwunden zu betrachtenden Annahmen, immerhin erwähnt zu werden verdient (man vgl. hierzu p. 293).

3. Die Vertheilung des Dotters im Ei.

Nach der Vertheilung des Dotters im Ooplasma lassen sich verschiedene Typen der Eier unterscheiden, die wir in der von Balfour aufgestellten, nur etwas modificirten Weise wiedergeben.

Als alecithale Eier hat man die ohne Dotter oder, richtiger gesagt, mit einem sehr geringen Dottergehalt bezeichnet (Fig. 121); vollständig dotterlos ist wohl kau ein thierisches Ei, sondern etwas,

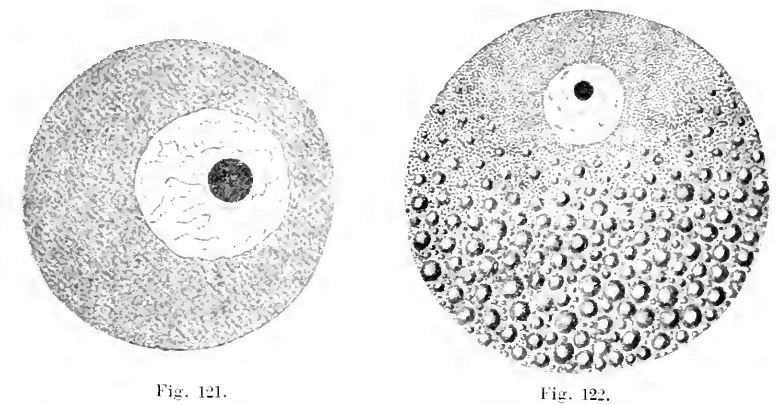


Fig. 121. Echinodermen-Ei im conservirten und gefärbten Zustand mit Keimbläschen und Keimfleck (Schnitt).

Fig. 122. Gastropoden-Ei mit Keimbläschen und Keimfleck.

wenn auch vielleicht nur sehr wenig und in kleinen Körnchen oder Tröpfchen vertheilte Dottersubstanz findet sich in jedem Ei.

Von telolecithalen Eiern spricht man, wenn die Dottersubstanz gegen den einen (den sogen. vegetativen) Pol des Eis sich stärker anhäuft, den andern jedoch völlig oder fast völlig frei lässt (Fig. 122). Eier von solcher Beschaffenheit sind ebenso wie die sogen. alecithalen Eier im Thierreich sehr verbreitet und finden sich in ganz verschiedenen Abtheilungen desselben, von den Poriferen bis hinauf zu den Säugethieren. Häufig ist auch die Vertheilung des in grösserer oder geringerer Menge vorhandenen Dotters eine mehr gleichmässige.

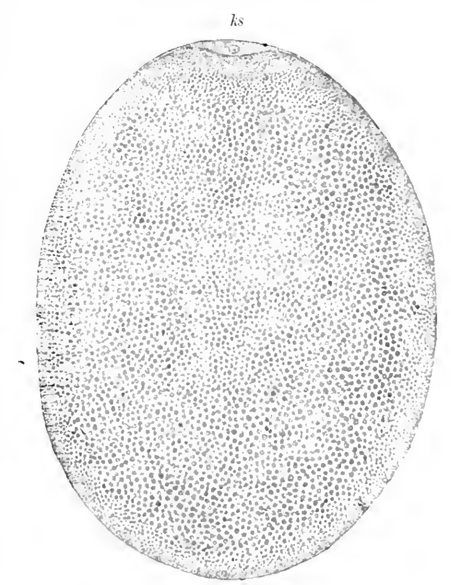


Fig. 123. Cephalopoden-Ei im Längsdurchschnitt; das Chorion ist weggelassen. *ks* Keimscheibe mit dem Keimbläschen, das übrige Dotter.

Wird die Dotteranhäufung sehr stark und das Ei dadurch besonders dotterreich, so beschränkt sich das dotterfreie Protoplasma nur auf einen sehr schmalen Bezirk am animalen Pol, die Keimscheibe (Fig. 123). Derartige dotterreiche Eier finden sich vor Allem bei den Wirbelthieren (Fischen, ausnahmsweise bei Amphibien [Cöcilien], Reptilien und Vögeln),

kommen jedoch auch bei den Mollusken (Cephalopoden) und ausnahmsweise bei den Arthropoden (Scorpion, Oniscus, Mysis, Cuma), sowie, ebenfalls als Ausnahmen, bei den Tunicaten (Pyrosoma) vor. (Spec. Theil I. Aufl. p. 536, 320, 1313.)

Centrolecithale Eier nennt man diejenigen, bei welchen sich der Dotter im Innern des Eis ansammelt und nur eine protoplasmatische Rindenschicht frei lässt (Fig. 124), freilich ist die Bezeichnung keine ganz treffende, weil der von einer Protoplasma-Insel umgebene Kern häufig im Innern des Eis, umlagert von der Masse des Deutoplasmas, gelegen ist. Derart gebaute Eier kommen hauptsächlich den Arthropoden zu und finden sich nur ausnahmsweise bei anderen Thierformen, so z. B. unter den Echinodermen bei Cucumaria (nach Mortensen 1894) unter den Cölenteraten bei Renilla und Clavularia. (E. B. Wilson, Kowalevsky u. Marion, Spec. Theil I. Aufl. p. 46.)

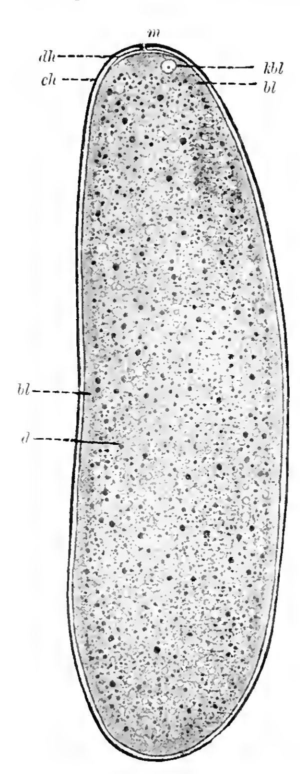


Fig. 124. Dipteren-Ei im Längsdurchschnitt. *bl* Keimhautblastem, *ch* Chorion, *d* Dotter, *dh* Dotterhaut, *kbl* Keimbläschen, *m* Mikropyle.

Durch die Vertheilung des Dotters ist in vielen Fällen eine sehr ausgesprochene Polarität des Eis gegeben, wie aus der vorhergehenden Darstellung ersichtlich ist. Es sind dies Fälle, in welchen die Polarität schon bei der Ausbildung des Eis erworben wird, und zwar durch die Art und Weise, wie der Dotter im Ooplasma deponirt worden ist, sei es, dass dessen Production und Vertheilung durch einige wenige, dem wachsenden Ei an bestimmter Stelle anliegende (Nähr-)Zellen stark beeinflusst wird, sei es, dass die Nährsubstanz des Eis ganz unabhängig von der Lieferungsquelle durch seine eigene Thätigkeit in so characteristischer Weise vertheilt wird. Das letztere dürfte als das gewöhnliche Verhalten anzusehen sein. Die Polarität des Eis kann speciell im Hinblick auf seine weitere Entwicklung noch von anderen Momenten abhängen, worauf bei Besprechung der Befruchtungserscheinungen später noch zurückzukommen sein wird. Einige Fälle, in denen sie, abgesehen von der ungleichmässigen Vertheilung des Dotters (Fig. 122 u. 123) auch schon äusserlich am Ei durch eine Pigmentirung zu erkennen ist, wie z. B. beim Froschei oder beim Ei von Strongylocentrotus (nach Boveri), wurden schon früher (p. 260) erwähnt. Der letztere Fall gehört übrigens zu denen, in welchen diese Polarität bereits innerhalb des Ovariums (durch die Orientirung gegen dessen Wandung) festgelegt ist.

Die Menge und Vertheilung des Dotters im Ei ist von grossem Einfluss auf dessen Entwicklung und vor Allem auf die Furchung, deren Typen durch sie bestimmt werden, weshalb wir später nochmals darauf zurückzukommen haben.

4. Dotterkern, Centrosoma und Sphäre.

Wir haben bisher jenes eigenthümlichen, als Dotterkern bezeichneten Gebildes noch nicht Erwähnung gethan, welches durchaus nicht allen thierischen Eiern zukommt, aber immerhin bei sehr vielen derselben gefunden wird. Dieser sogen. Dotterkern findet sich ausser dem Kern der Eizelle in deren Plasmaleib als ein mit dem Kern verglichenes, aber freilich von ihm völlig verschiedenes Gebilde. Dotterkerne sind in den Eiern vieler Thiere (Echinodermen, Würmer, Arthropoden, Mollusken, Tunicaten, Wirbelthiere bis hinauf zum menschlichen Ei) beschrieben worden, aber es muss von vorn herein festgestellt werden, dass man unter der Bezeichnung „Dotterkerne" jedenfalls ganz verschiedenartige Dinge zusammengefasst hat. Am meisten berechtigt zu diesem Namen, sowohl aus historischen wie morphologischen Gründen, sind jedenfalls jene Bildungen, welche in Form und Structur eine gewisse Aehnlichkeit mit Kernen zeigen oder doch zeitweise zeigen können. Will man die als Dotterkerne beschriebenen Bildungen einigermaassen auseinanderhalten, so wird man am besten die folgenden Formen unterscheiden:

1. Eigentliche oder echte Dotterkerne, welche gewöhnlich einzeln, selten zu mehreren im Ei vorhanden sind und mit Centrosomen und deren Attractionssphären sichtlich nichts zu thun haben.

2. Kleinere zu mehreren oder sogar in grösserer Anzahl vorhandene Gebilde, welche in ihrer Form, Structur und Färbbarkeit ebenfalls eine gewisse Kernähnlichkeit aufweisen können und die gelegentlich als Dotterkerne beschrieben wurden.

3. Die sogen. Dotterkerne, welche einen radiären Bau und im Innern eine centralkornähnliche Bildung erkennen lassen, auch wohl mit einer Strahlung des Ooplasmas in Verbindung stehen; diese sind jedenfalls als Attractionssphären mit den zugehörigen Centrosomen aufzufassen.

Es ist zweifellos, dass zwischen diesen dreierlei Bildungen sich Uebergänge finden, bezw. dass die eine aus der anderen hervorgeht, so giebt es Zustände, in welchen die Sphäre ohne Strahlung und ererkennbare Structur, mit mehr oder weniger scharfer Umgrenzung leicht für einen echten Dotterkern gehalten werden kann, oder aber der Dotterkern zerfällt bei seiner Umbildung in eine Anzahl von Theilstücken, welche dann unter Umständen und bei mangelnder Kenntniss der einzelnen Stadien für die zweite Form der Dotterkerne angesehen werden können. Nach den für die einzelnen Objecte gegebenen Beschreibungen ist man, obwohl diese vielfach recht detaillirt sind, nicht in der Lage, mit einiger Sicherheit sagen zu können, ob es sich um einen wirklichen Dotterkern oder um eine Sphäre handelt. Anfangs und eventuell auch noch in späteren Stadien weist die Structur auf eine Sphäre hin, erlangt dann aber einen Bau, der über den Character einer solchen hinausgeht. Man möchte vermuthen, dass Centrosoma und Sphäre sich in den Dienst der weiteren Ausbildung des Eis zu stellen vermögen und in Folge dessen jene Umwandlung erfahren, die sie dann nur noch als „Dotterkern" erscheinen lassen. Da sich diese Dinge beim jetzigen Stand unserer Kenntnisse schwer auseinanderhalten lassen, so möchten wir bei der nachfolgenden Beschreibung die oben bezeichneten Typen der „Dotterkerne" absichtlich nicht von einander trennen.

Das classische Object für die Untersuchung des Dotterkerns und gleichzeitig dasjenige, bei welchem er zuerst aufgefunden wurde und allem Anschein nach auch seine höchste Ausbildung erlangt, ist das Spinnenei. Auffallender Weise kommt er jedoch nicht bei allen Spinnen vor, sondern er fehlt bei nahe verwandten Formen solcher Arten, die ihn besitzen; so findet er sich z. B. bei Tegenaria, Lycosa, Salticus, Clubiona, während er bei Epeira und Meta nicht nachgewiesen werden konnte (Balbiani 1893).

In jüngeren Eiern von Tegenaria, bei welcher Spinne der Dotterkern wiederholt untersucht wurde, tritt zunächst am Keimbläschen kappenförmig eine Schicht feinkörniger Substanz auf, wie sie in Begleitung von Centrosoma und Sphäre oder aber in Verbindung mit der Dotterbildung auch sonst bei den Eiern anderer Thiere angetroffen wird (Fig. 125 *A* man vgl. auch Fig. 119 *A*). In dieser sich allmälig um das ganze Keimbläschen ausbreitenden Körnchenzone macht sich alsdann

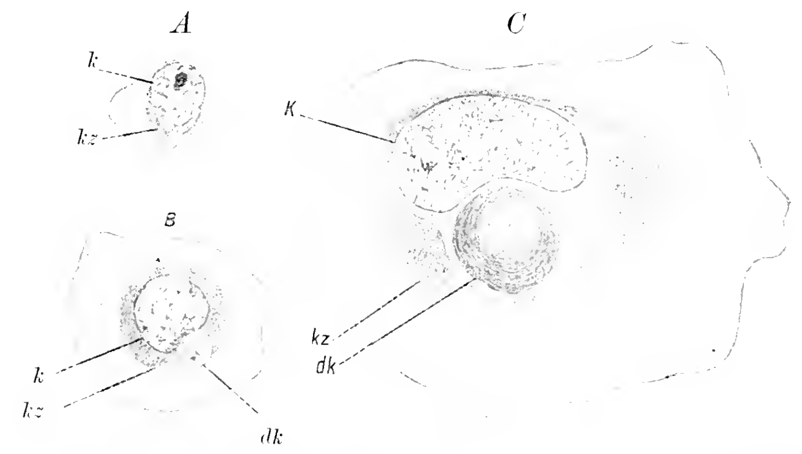


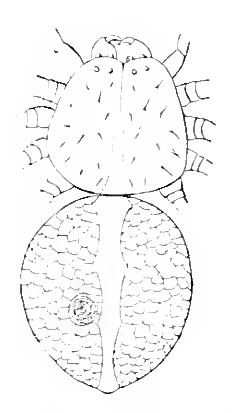
Fig. 125. Eierstockseier einer Tegenaria (domestica) in verschiedenen Altersstadien (nach van der Stricht).
dk Dotterkern, *k* Keimbläschen, *kz* vitellogene Körnchenzone.

an einer verbreiterten Stelle ein etwas helleres, rundes Gebilde bemerkbar (Fig. 125 *B*), welches mit der weiteren Ausbildung des Eis in so fern eine besondere Differenzirung erfährt, als sich an ihm ein innerer, bläschenförmiger, mit einem centralen Korn versehener Theil von der weit umfangreicheren, aus concentrischen Schichten bestehenden Aussenparthie sondert (Fig. 125 *C*). Man erkennt in diesem wie in dem früheren Stadium ohne Weiteres eine gewisse Uebereinstimmung mit dem Verhalten mancher Centrosomen und ihrer Attractionssphären. Die weitere Ausbildung, vor allen Dingen die immer deutlicher werdende concentrische Schichtung und die scharfe Abgrenzung dieses jetzt deutlich lamellös gebauten Dotterkerns gegen seine Umgebung, bringt freilich einen weitgehenden Unterschied mit sich.

Die Körnchenschicht ist noch immer vorhanden, erfährt jedoch eine theilweise Auflösung, indem sie sich in den Dotter zu verlieren beginnt (Fig. 125 *C* rechts). Der innen bläschenförmige, aussen geschichtete Körper ist der Dotterkern Balbiani's, den man in den ein-

zelnen Stadien der Eier in verschiedener Ausbildung findet, wobei die das Keimbläschen umlagernde Körnchenzone allem Anschein nach nicht nothwendiger Weise vorhanden zu sein braucht.

Höchst auffällig ist es, wie lange der Dotterkern als solcher erhalten bleiben kann; bei Tegenaria wird er nicht nur in dem völlig ausgebildeten Ei, sondern auch während der Furchung, ja sogar in den späteren Embryonalstadien und in der den Hinterleib der jungen Spinne erfüllenden Dottermasse angetroffen (Fig. 126). Ein diesem ähnliches, wenn auch nicht so langes Erhaltenbleiben des Dotterkerns beschreibt LEPECHKINE (1900) von Moina, bei welcher Daphnide der Dotterkern in ein bestimmtes Blastomer eintritt und bis zum 32zelligen Furchungsstadium wahrnehmbar ist.


Fig. 126. Junge Spinne (Tegenaria domestica) mit dem Dotterkern in der Dottermasse des Abdomens (nach BALBIANI).

Recht abweichende Gestaltungsverhältnisse von dem Dotterkern, wie er sich bei Tegenaria, Clubiona und Lycosa findet, zeigt derjenige von Pholeus (VAN BAMBEKE). Zwar taucht er ebenfalls als ein kappenförmiges oder rundliches Gebilde am Rande des Keimbläschens auf, doch vergrössert er sich bald zu einem wulstförmigen Körper, ohne dass dieser die complicirtere Structur des Dotterkerns von Tegenaria erlangt (Fig. 127 *A* u. *B*), dagegen wird er sehr umfangreich und umlagert einen grossen Theil des Keimbläschens (Fig. 127 *C*), welches er in seiner grössten Ausdehnung ring- oder besser schalenförmig umgibt. Im weiteren Verlauf der Eibildung wird die Form dieses „Dotterkerns" unregelmässiger; Einschnürungen treten an ihm auf oder dünne Stellen, wo seine Substanz in das Ooplasma übergeht. Er beginnt

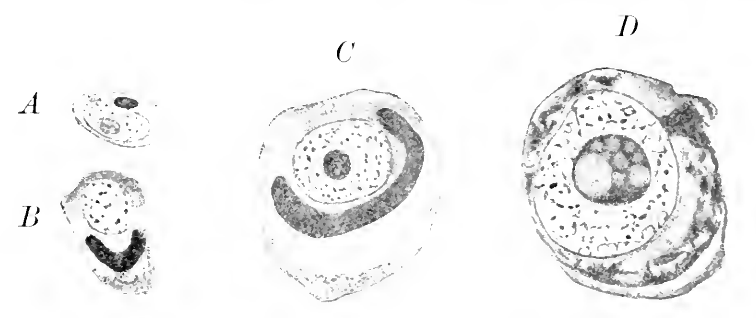


Fig. 127. Pholcus phalangioides. Junge Eier in verschiedenen Ausbildungsstufen (nach VAN BAMBEKE).
Neben dem Keimbläschen liegt der dunkler gefärbte Dotterkern, welcher in *D* in Auflösung begriffen ist; dem Dotterkern anliegend eine helle Plasmazone (*C*).

sich damit aufzulösen; anfangs noch zusammenhängende Stücke (Fig. 127 *D*), später isolirte und immer kleiner werdende Bestandtheile deuten allein noch sein früheres Vorhandensein an. Seine zerstückelten Ueberreste erfahren eine Umwandlung in kleine Tröpfchen einer fettähnlichen Substanz (Fig. 120 p. 258). Erst um diese Zeit beginnt

die eigentliche Abscheidung des Dotters im Ei, somit hat der Dotterkern von Pholcus einen nur recht kurzen Bestand, wie man daraus sieht.

Die beiden herausgegriffenen characteristischen Beispiele zeigen bereits, wie verschiedene Dinge man als Dotterkern bezeichnet. Wenn nicht etwa im Dotterkern von Pholcus noch eine besondere, bisher nicht erkannte Differenzirung vorhanden ist, wie es jedoch nicht den Anschein hat, so möchte man ihn eher jenen Differenzirungen des Ooplasmas vergleichen, wie sie als Anhäufungen und Verdichtungen körniger Substanz vielfach in den Eizellen auftreten (Fig. 119 p. 257), ähnlich der Körnchenzone, welche bei Tegenaria den eigentlichen Dotterkern umgibt und sich später in Betheiligung bei der Dotterbildung im Ooplasma verliert. Hiermit wird gleichzeitig die Bedeutung des Dotterkerns berührt, welche wohl darin besteht, dass dieses Gebilde bei der Bereitung der Dottersubstanz eine Beihilfe leistet bezw. durch seine eigene Substanz zur Dotterbildung beiträgt, wie wir dies von Pholcus (Fig. 127) und Molgula (Fig. 119) kennen lernten.

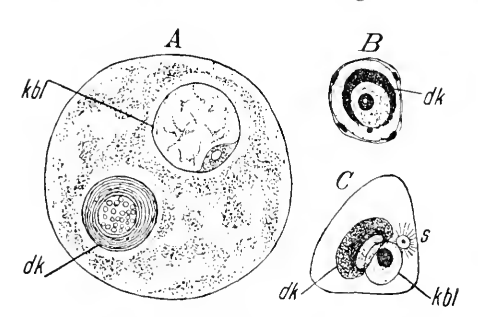


Fig. 128. *A* Junge Eier (Oocyten) von Geophilus carpophagus mit Granulationen im Dotter, *B* und *C* von Polyzonium germanicum (nach Balbiani und Nemec).
dk Dotterkern, *kbl* Keimbläschen, *s* Sphäre.

Als höchst auffallend ist hervorzuheben, dass der Dotterkern nicht durchaus und immer an eine Zelle, gewissermaassen als ein Organ derselben gebunden zu sein braucht, sondern auch ausserhalb derselben, nämlich in der gemeinsamen Dottermasse des Embryonalkörpers, weiter bestehen kann und daher wohl auch seine Function beibehält (Fig. 126). Auffallend ist ferner, dass eine derartige, unter Umständen recht complicirte Differenzirung des Ooplasmas (Fig. 125, 128) bei einigen Eiern vorhanden ist und so ausserordentlich lange erhalten bleibt, während die Eier nahe stehender Formen nichts davon erkennen lassen und die entsprechenden Vorgänge der Eibildung somit völlig ohne Beihilfe eines derartigen Zellorgans verlaufen.

Die beiden hier beschriebenen Bildungen wird man als echte Dotterkerne in Anspruch nehmen dürfen. Diesen sehr ähnliche Dotterkerne finden sich in den Eiern der Myriopoden, wo sie ebenfalls von Balbiani, sowie von anderen Forschern (Nemec 1897) beschrieben wurden. An ihnen kann ebenfalls ein lamellöser und radiärer Bau bemerkbar sein (Fig. 128 *A*), oder sie finden sich wie eine Art Haube dem Kern angelagert (Fig. 128 *B* u. *C*). Im ersteren Fall liegt die schon oben ausgesprochene Vermuthung sehr nahe, dass man es mit einer modificirten Sphäre zu thun hat; im letzteren Falle kann diese ausser dem Dotterkern im Ei noch vorhanden sein (Fig. 128 *C*), oder aber die Sphäre hat sich vom Centrosoma gelöst und führt eine gesonderte Existenz. Letzteres Verhalten würde in so fern nichts Aussergewöhnliches darstellen, als es auch in den Samenzellen eintreten kann (vgl. Cap. V. Spermatogenese).

Sehr oft sind jedenfalls als Dotterkerne Sphären beschrieben worden, zumal früher, als man von diesen Zellorganen noch keine ge-

nügende Kenntniss besass. Von BALBIANI selbst und von JULIN (1893) ist hierauf wie auf die Herkunft der Dotterkerne von Sphären hingewiesen worden; sodann hat besonders MERTENS (1895) dem Vorkommen von Sphären in den Eizellen seine Aufmerksamkeit gewidmet; er beschrieb übrigens in den Eiern von Vögeln und Säugethieren Dotterkern und Sphäre neben einander (Fig. 129 *A* u. *B*), und wenn diese beiden Dinge nicht doch genetisch zusammengehören, würde man hier neben der Sphäre einen echten Dotterkern vor sich haben.

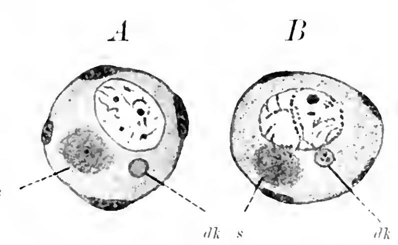


Fig. 129. Junge Ovarialeier. *A* vom jungen Sperling, *B* vom neugeborenen Kind (nach MERTENS).
dk Dotterkern, *s* Attractionssphäre.

Neuerdings ist den Sphären der Eizellen im Vergleich mit dem Dotterkern eine besondere Aufmerksamkeit gewidmet worden, und wir besitzen eine ganze Reihe von Publicationen, welche diese Gebilde unter dem einen oder dem anderen Namen behandeln, wir nennen ausser den früher erwähnten Autoren nur CUNNINGHAM (1898 Teleostier), A. H. SCHMIDT (Fig. 189 p. 333 1898, Selachier), MUNSON (1898, Limulus), VAN DER STRICHT (1899, Echinus), WINIWARTER, HOLMGREN, GURWITSCH (1900, Säugethiere). Ganz augenscheinlich sind es auch Centrosome bezw. Sphären,

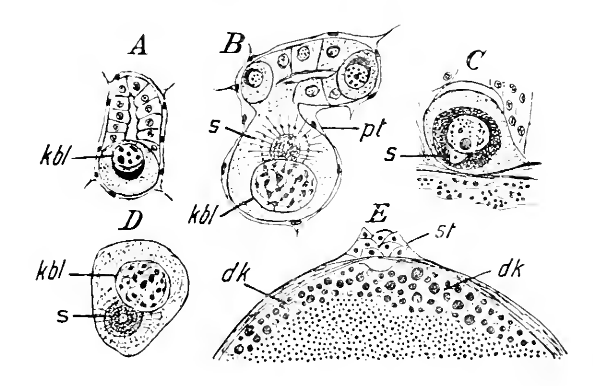


Fig. 130. Verschiedene Stadien der Eibildung von Limulus (nach MUNSON). *A*—*D* junge Eier (Oocyten), theils noch in Verbindung mit dem Keimepithel, theils vorgewölbt, verschiedene Stadien der Sphäre (*s*) zeigend. *E* etwas älteres Ei mit Dotterkernen (*dk*).
kbl Keimbläschen, *pt* Peritonealhülle, *st* Stiel des „Follikels".

die von PLATNER (1889) an den Ovarialeiern von Aulastoma, sowie von STAUFFACHER (1893) an denen von Cyclas beobachtet wurden (Fig. 168 *D* p. 311).

Auch in solchen Fällen, in denen es sich um eine zweifellose Sphäre handelt, kann das erste Auftreten dieses sogen. Dotterkerns ein ganz ähnliches sein, wie wir es vorher bei der Bildung des echten Dotterkerns kennen lernten, d. h. man bemerkt zunächst am Kern eine Differenzirung des Ooplasmas, die ihn wie eine Zone umgibt oder ihm kappenförmig aufsitzt (Fig. 130 *A* u. *B*). In ihr sind eventuell schon die Centrosome bezw. ein Centrosoma vorhanden (Fig. 130 *C*), jedenfalls aber tritt dies bald sehr deutlich hervor, und nunmehr ergibt sich das typische Bild von Centrosoma, Attractionssphäre und Strahlung (Fig. 130 *D*). Ungefähr so scheinen die Ver-

hältnisse bei den verschiedenen von den oben genannten Autoren beobachteten Objecten zu liegen (Fig. 189 p. 333). GURWITSCH (1900) spricht sich für die Eier der Säugethiere sehr entschieden dahin aus, dass deren „Dotterkern" (in Folge des Vorhandenseins von Centrosomen in ihm) als Sphäre aufzufassen und dem Nebenkern bezw. Idiozom der Samenzellen zu vergleichen sei (vgl. V. Cap. Spermatogenese).

An dem als Sphäre zu deutenden „Dotterkern" finden sich bei manchen Formen stäbchenartige Bildungen, wie sie bei verschiedenen Wirbelthieren von HENNEGUY (1893), SCHMIDT (1898) und HOLMGREN (1900) gesehen wurden und in einer diesen nicht ganz unähnlichen, ob freilich entsprechenden Weise (?) auch gelegentlich am Nebenkern (der Sphäre) von Spermatocyten auftreten (so bei Pulmonaten nach MURRAY; vgl. die betr. Ausführungen im Cap. V).

Es würde dann noch jener eigenartigen „Dotterkerne" zu gedenken sein, wie sie gelegentlich in grösserer Anzahl im Ei vorkommen. Als Beispiel hierfür nennen wir die Beobachtung von MUNSON (1898) an Limulus (Fig. 130 *E*). Kleine, kernähnliche Gebilde von verschiedener Grösse, die möglicher Weise im Ooplasma entstanden sind, liegen an der Peripherie des Eis. Sie erinnern an jene ebenfalls in Structur und Färbung kernartigen Bildungen, welche von uns selbst wie von anderen Autoren (BLOCHMANN 1884 u. 1886, STUHLMANN 1886) ebenfalls an Arthropoden- und speciell Insecteneiern zumeist in randständiger Lagerung beobachtet wurden.

Mat hat derartige Bildungen wohl darauf zurückgeführt, dass sich vom Keimbläschen knospenartig kleinere oder grössere Bruchstücke ablösen und im Ooplasma vertheilen, wie dies bei Insecten, Myriopoden u. A. beobachtet wurde (BLOCHMANN 1886, LEYDIG 1888, BALBIANI 1893 u. A.). Es mag sein, dass solche Vorgänge existiren und vielleicht zur Bildung des Dotters in Beziehung stehen; jedenfalls finden sich in den heranwachsenden Eizellen vielfach derartige Bildungen, die später wieder schwinden, und deren Abstammung vom Keimbläschen oder Ooplasma kaum mit Sicherheit festzustellen ist. Die neueren Angaben von VAN DER STRICHT u. SCHOCKAERT über die Antheilnahme von Chromatinkörnern an der Bildung des Dotters wurden bereits (p. 258) erwähnt.

Die enge Anlagerung, welche der Dotterkern vielfach an den Kern zeigt, hat dazu geführt, ihn auch genetisch mit diesem in Beziehung zu bringen. Wie schon erwähnt wurde, hat man die Dotterkerne sogar direct auf Bestandtheile des Kerns zurückgeführt, welche von ihm abgegeben wurden; speciell hat man wegen der oft kernähnlichen Färbung in dieser Beziehung an die chromatische Substanz des Kerns gedacht, wohl auch einen directen Uebergang zwischen dieser und dem Dotterkern zu sehen geglaubt (CALKINS 1895 bei Lumbricus).

Jedenfalls ist die hier schon mehrfach in Wort und Bild dargestellte und noch von vielen anderen Autoren (BALBIANI 1893, HENNEGUY 1893, HUBBARD 1894, K. FOOT 1896, WOLTERECK 1898, CRAMPTON 1899 u. A.) betonte nahe Beziehung des Kerns zum Dotterkern recht auffallend und lässt, wenn nicht an eine directe, so doch an eine indirecte Betheiligung des Kerns an der Bildung des Dotterkerns denken. Nach E. B. WILSON's Auffassung (1900) möchte der Einfluss des Kerns hierbei sogar ein recht weitgehender sein, so wie dies besonders von CRAMPTON für Molgula dargestellt wird. Nichtsdestoweniger würde für gewisse Formen von „Dotterkernen" auch eine Entstehung durch Differenzirung (Verdichtung) bestimmter Parthien des Ooplasmas anzunehmen sein, denn es sind ganz

ausdrücklich unabhängig vom Kern im Ooplasma entstehende dotterkernähnliche Bildungen beschrieben worden (JORDAN 1893, MUNSON 1898). In wie weit es sich bei derartigen, mehr oder weniger regelmässigen Bildungen nur um Vorgänge handelt, die mit der Dotterbildung und anderen Differenzirungsvorgängen im Eikörper zusammenhängen, lässt sich vorläufig nicht entscheiden. Da, wie schon mehrfach erwähnt, als „Dotterkerne" sehr verschiedenartige Dinge beschrieben werden, so muss eben auch deren Entstehung eine recht differente sein. Es sei hierbei noch erwähnt, dass mit dem Dotterkern (bei Allolobophora foetida von K. FOOT 1896) auch die eigenthümlichen, bei Oligochaeten und Hirudineen an den Polen des Eis auftretenden Protoplasma-Anhäufungen (Polarringe) in Verbindung gebracht worden sind. Wie weit sich übrigens die Speculationen über die Natur des Dotterkerns erstreckten, geht daraus hervor, dass man sogar Beziehungen zwischen ihm und dem Macronucleus der Infusorien gesucht hat (HENNEGUY 1893, JULIN 1893), was nur nebenbei erwähnt sei.

Was hier über den Dotterkern mitgetheilt werden konnte, ist verhältnissmässig wenig, und wir suchten nur das Hauptsächlichste aus der grossen Menge der Litteraturangaben herauszugreifen. Das Auftreten dieses eigenthümlichen Gebildes im Ei musste jedenfalls bald Beachtung finden, und die morphologische Kenntniss desselben wurde durch eine grosse Zahl von Untersuchungen an recht verschiedenartigen Objecten gefördert. Nachdem der Dotterkern der Spinnen bereits in den vierziger Jahren durch VON WITTICH, CARUS und VON SIEBOLD beschrieben worden war, erwarb sich späterhin BALBIANI (1864—93) besondere Verdienste um die Förderung der Kenntniss des sonderbaren Zellorgans, das daher auch vielfach mit seinem Namen belegt wird. Eingehende Darstellungen über die Natur des Dotterkerns finden sich ausser in den Arbeiten der citirten Autoren besonders bei SCHÜTZ (1882), JORDAN (1893) CRAMPTON (1899), sowie in den zusammenfassenden Werken über die Zelle von HENNEGUY (1896) und WILSON (1900).

5. Die Eihüllen.

In den allermeisten Fällen ist das Ei von einer schützenden Hülle umgeben, allerdings gibt es auch hüllenlose Eier. Wenn diese, wie bei den Schwämmen z. B., im Parenchym des Körpers liegen, hier befruchtet werden und an derselben Stelle auch ihre Embryonalentwicklung durchlaufen, so werden sie der Schutzhülle kaum bedürfen, und sie bleiben also nackt, abgesehen von dem Follikel, der sie unter Umständen einschliesst. Solche nackte Eier finden sich auch bei vielen Cölenteraten (Hydrozoen, Siphonophoren und Anthozoen), obwohl andere Vertreter derselben Abtheilungen Eihüllen zur Ausbildung bringen. Ausnahmsweise sind die Eier auch noch bei höheren Thierformen nackt; so werden z. B. die Eier von Dreissensia und anderen Lamellibranchiaten völlig hüllenlos in's Wasser abgegeben (MEISENHEIMER 1900). Bei einigen scheint die anfangs vorhandene Hülle später abgeworfen zu werden, so dass das Ei dann doch wieder nackt ist, so bei Lamellaria und Mytilus (nach GIARD 1875 und BARROIS 1879). Die Eier können zur Zeit, wenn sie vom Mutterthier ausgeworfen werden, noch hüllenlos sein, wie dies z. B. bei den Echinodermen vorkommt, alsbald aber, nämlich mit dem Eindringen des Spermatozoons, wird die Hülle gebildet und hebt sich

vom Ooplasma ab. Die Eihülle bleibt sehr zart, wenn die Eier keinen besonderen Fährlichkeiten ausgesetzt sind, wie dies z. B. bei vielen im Wasser flottirenden und sich sehr rasch entwickelnden Eiern der Fall ist, während dagegen bei solchen, die nach der Ablage ihre Entwicklung unter ungünstigen Umständen durchmachen, recht feste Schutzhüllen zur Ausbildung gelangen; wir erinnern an die dickschaligen, vielfach den Unbilden der Witterung ausgesetzten Insecteneier oder an diejenigen der Vögel, welche Wochen lang von der Mutter bebrütet werden. Bei derartigen Eiern treten dann oft mehrere Hüllen auf.

Die Eihüllen sind sowohl ihrer Gestaltung wie Entstehung nach recht verschiedenartig, und indem man besonders auf den letzteren Punkt Rücksicht nahm, hat man sie nach dem Vorgang von H. Ludwig (1874) als primäre und secundäre Eihüllen unterschieden.

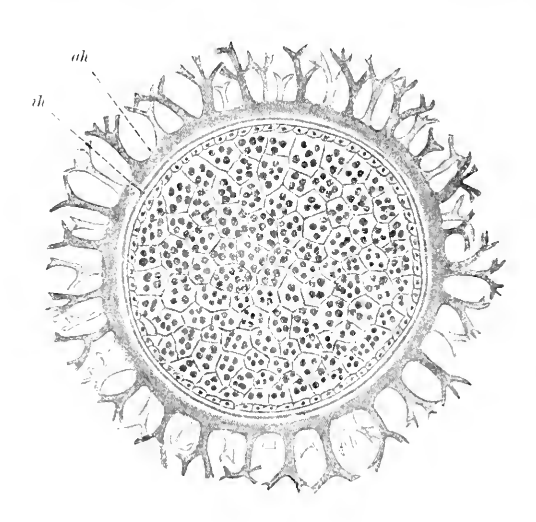


Fig. 131. Ei von Hydra grisea im Durchschnitt (nach Ehrenberg u. A. Brauer).

ah äussere Hülle (die mit Fortsätzen versehene Schale), *ih* innere Keimhülle, darunter das Ectoderm: der übrige Keim besteht aus grossen, dotterreichen Zellen.

Als primäre Eihülle bezeichnet man am besten nur die vom Ei selbst gebildete Membran, die Dotterhaut, welche ihrer Entstehung nach einer Zellmembran vergleichbar ist. Wenn man dann die zwar nicht vom Ei selbst, wohl aber im Ovarium und zwar vom Follikelepithel ausgeschiedene Hülle, das Chorion, als secundäre Hülle anspricht, so könnte man schliesslich tertiäre Eihüllen alle diejenigen nennen, welche ausserhalb des Ovariums, d. h. also im Eileiter oder von Anhangsdrüsen desselben, gebildet werden. Alle drei Hüllen können an ein und demselben Ei vorhanden sein, so z. B. bei den Insecten, bei denen über der Dotterhaut das Chorion liegt und dieses nochmals von einer schützenden Schicht oder einem coconartigen Gebilde überdeckt sein kann (Gallertschicht vieler Insecteneier, Cocon von Periplaneta, Hydrophilus u. A.). Ist das Ei nur von einer einzigen Hülle umgeben, so braucht diese nicht nothwendiger Weise primärer, sondern sie kann auch secundärer oder tertiärer Natur sein; wir erinnern nur an die Eier der Distomeen, deren Eischale erst im Leitungsapparat zur Abscheidung gelangt. Nur in seltenen Fällen wird die als Eihülle functionirende Membran von zelligen und entsprechend umgewandelten Schichten des Embryos geliefert und hat dann also den Character einer Embryonalhülle, so die Zona radiata der Bandwurmeier (Taenia) und die feste, spindelförmige Eischale der Echinorhynchen, sowie die ebenfalls

chitinisirte, mit Zacken versehene Schale des Eis von Hydra (Fig. 131). Diese letztere chitinartige Hülle wird von den Ectodermzellen, also erst ziemlich spät, abgeschieden; unter ihr tritt dann noch eine zweite, in ähnlicher Weise gebildete Membran, die innere Keimhülle, auf.

a. Primäre Eihülle. — Dotterhaut.

(Zona radiata, Mikropyle.)

Die Dotterhaut ist sehr verbreitet und findet sich wohl in allen Abtheilungen des Thierreichs. In vielen Fällen sehr zart und durchsichtig, erreicht sie in anderen eine recht beträchtliche Stärke und dient dann dem Ei als wirksame Schutzhülle. Meist erscheint sie structurlos; selten ist sie geschichtet oder von Poren in radiärer Richtung durchsetzt, wie die sogen. Zona radiata mancher Echinodermen, Würmer, Mollusken und Wirbelthiere (Fig. 133, 134, 173 p. 273, 274 u. 315), bei welchen Eihäuten es freilich nie recht sicher gewesen ist, ob sie vom Ei selbst oder nicht doch vielleicht vom Follikelepithel abgeschieden würden und also dann die Bedeutung eines Chorions hätten; freilich scheint die Zona radiata auch bei solchen Formen aufzutreten, welche keine Follikel besitzen und dann kann also über die Natur dieser Membran als Dotterhaut kein Zweifel sein. Die Dotterhaut kann mehrschichtig werden, und indem zwischen diesen Schichten ein Zwischenraum auftritt, kommt es zur Bildung einer doppelten Hülle (Crustaceen, Vertebraten p. 273).

Dass die Dotterhaut wie überhaupt eine Hülle manchen Eiern fehlt, wurde bereits erwähnt; andere bleiben dann aber nicht nackt, sondern werden direct von einer Eiweiss- oder Gallertschicht, sowie einem Cocon (Gastropoden) oder vom Chorion umgeben (Cephalopoden).

Die Dotterhaut entsteht durch Erhärtung der äusseren Schicht des Ooplasmas, welches hier eine sehr homogene Beschaffenheit annimmt, worauf sich diese Lage je nachdem als zarte oder derbere Membran vom Ei abhebt. Dass die Bildung und das Abheben der Dotterhaut unter Umständen sehr rasch beim Befruchtungsact erfolgen kann, wurde bereits oben von den Echinodermeneiern erwähnt. In anderen Fällen dagegen beginnt ihre Bildung schon sehr früh und wird erst ganz allmälig zu Ende geführt; ein Beispiel hierfür bietet das Ei von Cyclas, an welchem die Dotterhaut bereits auftritt, wenn es sich erst vom Eierstockepithel abzuheben beginnt (Fig. 168 *B* p. 311); dementsprechend vermag sie sich zunächst nur an einer Seite zu bilden, bis sie mit der weiteren Loslösung des Eis von der Ovarialwand dieses allmälig ganz umschliesst (Fig. 168 *C* u. *D*); da das Ei jedoch noch mittelst eines Stiels im Epithel wurzelt, so muss an dieser Stelle die Ausscheidung einer Membran vorläufig unterbleiben; ja, auch später, wenn der Stiel immer dünner wird und sich ablöst, bleibt die Oeffnung erhalten, sie wird zur Mikropyle. Diese stellt also zunächst eine für die Ernährung des heranwachsenden Eis bestimmte Oeffnung der Eihaut dar; später kann dieselbe Oeffnung zum Eindringen der Spermatozoen dienen. Wir werden bei Betrachtung des Chorions noch andere Mikropylbildungen kennen lernen.

Eine derartige, recht einleuchtende Entstehung des Mikropylcanals durch Erhaltenbleiben der Oeffnung an der Verbindungsstelle von Ei- und Eierstockwand ist auch für andere Thierformen, z. B. für die Holothurien, beschrieben worden (Fig. 173, p. 315); freilich haben sich in dem letzteren Fall Zweifel gegen diese einfache Bildungsweise erhoben (p. 316). Auch so ist die Bildung des Mikropylcanals dargestellt worden, dass an einem sehr beschränkten Bezirk oder, besser gesagt, an einem Punkt die Absonderung der Dotterhaut unterbleibt und in der Umgebung dieses Punktes Dotterhaut und Eikörper mit einander dauernd in Verbindung stehen; an dieser Stelle ist somit eine Oeffnung vorhanden, durch welche die Spermatozoen eindringen können.

Wenn hier von einem Canal der Dotterhaut die Rede ist, dessen Bildung mit derjenigen des Eis zusammenhängt, so muss dabei in Betracht gezogen werden, dass der Character jener Membran als Dotterhaut nicht immer festgestellt wurde, und dass ein derartiger Canal sich auch in der sogen. Gallerthülle befindet, welche das Ei der Seeigel umgibt. Von Boveri wird er z. B. für Strongylocentrotus beschrieben und ebenfalls darauf zurückgeführt, dass das Ei an dieser Stelle durch einen Stiel mit der Eierstockwand in Verbindung blieb; es ist der animale Pol, denn später werden in diesen Canal hinein die Richtungskörper abgegeben (Boveri 1901).

Die Gegend der Mikropyle kann besonders ausgezeichnet sein; so erkennt man sie bei Cyclas an der wulstartigen Bildung der Ränder (Fig. 168 *C* u. *D*); doch kann sich hier eine trichterartige Erhebung mit weiter Oeffnung, wie bei Patella, oder ein schornsteinartiger Aufsatz, wie bei den Unioniden, herausbilden (Fig. 562 p. 947 I. Aufl. Spec. Theil). Die Mikropyle des Unionideneis entspricht wie bei Cyclas der Stelle, an welcher das heranwachsende Ei mittelst eines stielartigen Fortsatzes an der Eierstockwand festsitzt (Flemming).

Mikropylen sind nicht regelmässig an der Dotterhaut vorhanden, sei es nun, dass die Befruchtung schon vor der Ausbildung der Dotterhaut erfolgte, sei es, dass diese noch ausserordentlich zart und für die Spermatozoen durchdringbar ist, oder dass ihr poröser Bau das Eindringen derselben erlaubt.

Wir müssen hier nochmals auf die bereits erwähnte Zona radiata zurückkommen, die besonders bei den Wirbelthieren eine starke Verbreitung hat und in allen Classen derselben angetroffen wird.

Wie gesagt, ist es immer zweifelhaft gewesen, ob die das Wirbelthierei umgebenden Hüllen, speciell auch die Zona radiata, allein durch Erhärtung der Rindenschicht des Eis oder vom Follikelepithel ihre Entstehung nehmen; die grössere Wahrscheinlichkeit dürfte die erstere Annahme haben, und zwar allem Anschein nach auch in solchen Fällen, in welchen doppelte oder vielleicht, besser gesagt, mehrschichtige Eihüllen vorhanden sind. Unter Umständen wird die Zona radiata erst später als eine andere, ausserhalb von ihr gelegene Eihülle gebildet, so dass in diesem Fall ihre Herkunft vom Ei zweifellos erwiesen ist (so bei Fundulus nach Eigenmann 1890). Wenn die Eihülle vom Ei selbst gebildet wird, so würde dem Follikelepithel hauptsächlich die Ernährung des Eis zufallen, und diese müsste durch die Zona radiata hindurch erfolgen, welche oft schon ausserordentlich früh gebildet wird, wenn das Ei noch verhältnissmässig klein ist. Uebrigens muss ausdrücklich hinzugefügt werden, dass

manche Beobachtungen und das Auftreten mehrfacher Hüllen (bei den Fischen z. B.) auf eine Betheiligung des Follikels an der Schalenbildung hinweisen, und dass dieselbe nicht ohne Weiteres in Abrede gestellt werden kann.

Eingehende Beobachtungen über die Zona radiata wurden von Balfour (1878) am Ei der Selachier angestellt und später von Giacomini (1896) wiederholt. Danach tritt bereits vor der Herausbildung des Follikels eine zarte Membran am Ei auf, und erst später differenzirt sich nach innen von dieser ersten Dotterhaut eine Zona radiata. Anfangs sind beide Membranen sehr zart, werden jedoch mit dem fortschreitenden Wachsthum des Eis immer stärker (Fig. 132 *A*, *dh* u. *zr*); die Zona hebt sich jetzt scharf vom Dotter ab. Letzteres ist nachher nicht mehr im gleichen Maasse der Fall (Fig. 132 *B*), wie überhaupt beide Membranen, besonders aber die Zona mit der weiteren Grössenzunahme des Eis dünner werden (Fig. 132 *D*). Die Zona radiata schwindet alsbald gänzlich (Fig. 132 *C*), und auch die

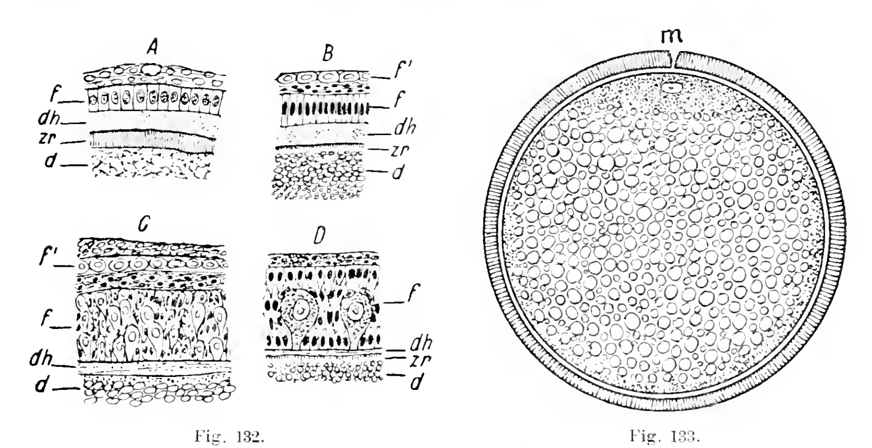


Fig. 132. Fig. 133.

Fig. 132. Schnitte durch Eifollikel in verschiedenen Stadien der Ausbildung. *A*—*C* von Scyllium canicula, *D* von Raja (nach Balfour).
d Dotter, *dh* Dotterhaut, *f* Follikelepithel, *f'* secundäres (Follikel-)Epithel, *zr* Zona radiata.

Fig. 133. Knochenfisch-Ei mit Keimscheibe, Keimbläschen, Zona radiata und Mikropyle (schematisirt).
m Mikropyle, darunter die Keimscheibe mit dem Keimbläschen.

Dotterhaut tritt bis zur völligen Ausbildung des Eis immer mehr zurück. Sonach hat man es hier mit einer Art provisorischer Eihüllen zu thun, welche offenbar für die Ausbildung des Eis im Ovarium von Bedeutung sind.

Eine Zona radiata als bleibende Hülle findet sich bei Cyclostomen, Teleostiern und Ganoiden (Ransom, Owsiannikow, Brock, Cunningham, Eigenmann u. A.); diese Eihülle erreicht zuweilen eine bedeutende Stärke und sondert sich oft in zwei Schichten (Fig. 134); wenigstens darf man annehmen, dass die beiden radiär gestreiften Hüllen den gleichen Ursprung haben. Eine trichterförmig beginnende und sich nach innen verengende Durchbohrung am animalen Pol stellt die **Mikropyle** dar (Fig. 133). Der Eihaut aufsitzend kommt bei manchen Fischen (z. B. bei den Cyprinoiden) noch eine ganz

gleichmässige Schicht kleiner Zöttchen hinzu (Fig. 134 *B z*), welche schon im Follikel vorhanden ist; desgleichen kann sich bereits innerhalb des Follikels eine mächtige Gallertschicht über der Zona radiata ablagern (Serranus, Perca), so dass das Follikelepithel weit von dieser abgetrennt wird (Fig. 134 *A*); jedoch bleiben die Follikelzellen durch dünne, korkzieherartig gewundene Fortsätze, welche die Gallertschicht durchsetzen, mit der Zona radiata verbunden (Fig. 134 *A*).

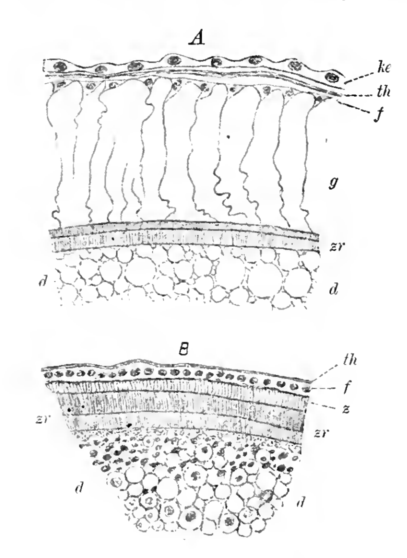


Fig 134. Schnitt durch die Follikelwand *A* von Perca fluviatilis, *B* von Alburnus lucidus (nach Brock). *d* Dotter, *f* Follikelepithel, *g* Gallerthülle, *ke* Ovarialepithel, *th* Theca folliculi, *z* Zottenbesatz der Eihaut, *zr* Zona radiata.

Bei derartigen und ähnlichen Bildungen, wie sie an der Oberfläche der Fischeier sich finden, liegt eine Antheilnahme des Follikelepithels an ihrer Abscheidung jedenfalls sehr nahe oder erscheint sogar selbstverständlich, da die Ausbildung der Dotterhaut als beendet anzusehen ist. Diesen der Dotterhaut aufgelagerten Gebilden würde also der Charakter eines Chorions zukommen. Man sollte meinen, dass die Anhänge der Eischale, welche bei den Knochenfischen häufig vorkommen und oft ziemlich lang werden können (Scomberesoces, Abramis, Gobio, Fundulus), falls sie überhaupt innerhalb des Follikels entstehen, von den Granulosazellen herrühren; doch scheint dies nicht ausschliesslich der Fall zu sein, da sie bei Fundulus vom Ei selbst gebildet werden sollen (Eigenmann 1890). Durch diese Anhänge erhält das Ei ein sehr eigenartiges Aussehen, wie die von Häckel mitgetheilten Abbildungen dies sehr anschaulich erläutern.

Bezüglich der Eischale (Zona radiata) von Myxine und Bdellostoma sind die Ansichten der Autoren getheilt; während Cunningham (1887) sie für ein Derivat des Eis erklärt, hält sie Doflein (1899) für ein Product der Follikelzellen. Jedenfalls aber geht nach Doflein die Bildung der Polhaken (Fig. 135) vom Follikelepithel aus, welches zu diesem Zweck an den betreffenden Stellen eine erhebliche Verdickung erfährt. Es sei gleich hier erwähnt, dass ausser den beiden Hakenbüscheln, welche zum Anheften der Eier dienen, in der Nähe jeden Pols eine Ringfurche gebildet wird (Fig. 135), welche jederseits einen Eideckel abgrenzt, so bei Bdellostoma Bischoffii nach Plate; bei B. Stouti findet sich der Deckelapparat für gewöhnlich nur an einem Ende (Doflein). Das so weit ausgebildete Ei von Bdellostoma buchtet die Eierstockswand stark vor und hängt in die Leibeshöhle, umgeben von einem Sack, welchen Doflein sehr characteristisch als „Hängematte" bezeichnet.



Fig. 135. Ei von Bdellostoma Bischoffii (nach Plate).

Eine Dotterhaut, die als Zona radiata zur Anlage kommen kann, umgibt das Ei der Amphibien, desgleichen ist sie bei den Reptilien als solche sehr deutlich ausgebildet. Während bei diesen Eiern und denen der Vögel noch weitere Hüllen hinzukommen, sehen wir bei den Säugethieren die Zona radiata die einzige Umhüllung des Eis bilden.

b. Secundäre Eihülle — Chorion.

(Chorionanhänge, Mikropylen.)

Das Chorion besitzt eine geringere Verbreitung als die Dotterhaut, da schon das Vorhandensein eines Eifollikels Bedingung seines Auftretens ist. Vom Follikelepithel wird es zunächst in Gestalt einer äusserst zarten Cuticula abgeschieden, die sich jedoch bald verdickt und dadurch zu der festen, chitinartigen Eischale wird, als welche sich das Chorion beispielsweise bei den Insecten darstellt. Bei diesen erlangt es überhaupt mit die vollkommenste Ausbildung sowohl seiner Structur, wie auch der äusserst mannigfaltigen Form nach.

Die Bildung des Chorions der Insecteneier erfolgt also in Form einer cuticularen Abscheidung der Follikelzellen, so, wie dies durch unsere eigenen und die Untersuchungen anderer Forscher festgestellt wurde. Dies wird auch durch die neuen Beobachtungen von J. Gross (1901) an Hemiptereneiern bestätigt, aber nach dem genannten Autor soll doch gelegentlich (so bei Pyrrhocoris) das Chorion durch directe Umwandlung der Follikelzellen entstehen können, welche Angabe sich sowohl für die Eischale der Insecten wie die anderer Thiere immer von Zeit zu Zeit wiederholt (vgl. p. 280).

Obwohl das Chorion der Insecten in seiner Consistenz und Structur mit der chitinösen Körperbekleidung eine grosse Aehnlichkeit zeigt, handelt es sich doch um eine chemisch ganz andersartige Substanz, was auch vom morphologischen Standpunkt aus in so fern ganz verständlich ist, als die Chitindecke vom Ectoderm hervorgebracht, das Chorion aber von dem Follikelepithel abgeschieden wird (Tichomirow 1885). Nach Tichomirow enthält das „Chorionin“ der Insecteneier (Bombyx mori) drei Mal so viel Stickstoff als das Chitin und ist eine dem Keratin chemisch näher stehende Substanz, zu welchem Resultat auch die am gleichen Object von Verson (1884) angestellten Untersuchungen führten.

Die Insecteneier sind seltener kugelrund, meist von länglicher Form; über der dünnen Dotterhaut liegt das gewöhnlich recht feste Chorion, welches bei den einzelnen Familien und Gattungen eine sehr verschiedenartige Form und Structur aufweist. Im einfachsten Fall erscheint es an der Oberfläche glatt, im Innern structurlos und einschichtig; sehr häufig aber ist seine Aussenseite mit Höckern besetzt oder mit einer höchst zierlichen polygonalen Felderung versehen, welche der Ausdruck der das Chorion abscheidenden Epithelschicht ist (Fig. 136, 139 *A*). Die Leisten entsprechen den Zellgrenzen; durch Erhöhung der Leisten können auf der Oberfläche körbchenartige Gebilde entstehen oder, wenn sich im Verlauf dieser Bildung die einzelnen Felder von einander absondern, sogar röhrenförmige Aufsätze (Fig. 136 B), von denen jeder sich über einem Feld erhebt. Ihre Bildung wird dadurch ermöglicht, dass die Follikelzellen lange Fortsätze bilden, um welche herum sich die Schalensubstanz ausscheidet (Fig. 136 *A*).

Ist dieser Process abgeschlossen, so werden die Zellfortsätze eingezogen, die Innenfläche des Follikelepithels glättet sich wieder, und es wird nun nochmals eine zarte Platte über jedem der röhrenförmigen Aufsätze abgeschieden, so dass diese dadurch ein stethoskopähnliches Aussehen gewinnen (Fig. 136 *B*). Derartige Bildungen treten an den Eiern der Orthopteren, speciell der Heuschrecken, auf.

Fig. 136. *A* Follikelepithel mit Chorion von Decticus bicolor. *B* Ein Stück des Chorions von Locusta viridissima.

Indem die Zellen während der Chorionbildung feinste Fortsätze aussenden, die bis zum Abschluss derselben erhalten bleiben, kommen zarte Porencanäle zur Ausbildung, die das Chorion radial durchsetzen, welche Einrichtung wohl mit der besseren Luftzufuhr für das Ei zusammenhängt. Zu diesem Zweck werden unter Umständen recht complicirte Einrichtungen geschaffen; so sind die bei der Ablage in Pflanzenstengel versenkten Eier von Ranatra und Nepa ersteres mit zwei, letzteres mit sieben Fortsätzen versehen (Fig. 137 *B* u. *C*), welche an der Spitze sowie im Innern porös und dadurch geeignet sind, einer ebenfalls porösen

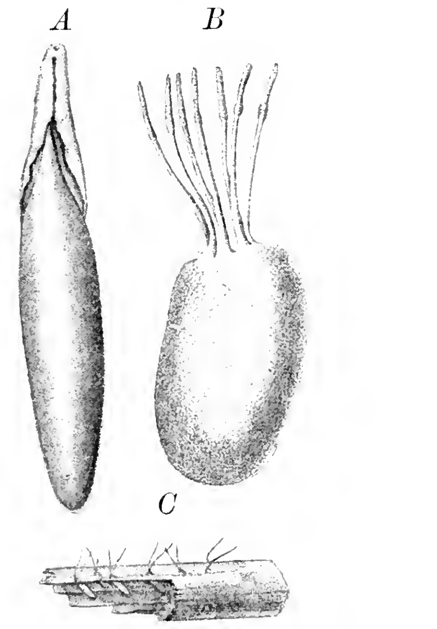



Fig. 137.

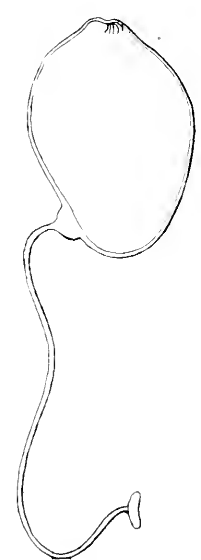

Fig. 138.

Fig. 137. Eier *A* von Cleandrus graniger, *B* Nepa cinerea, *C* Ranatra linearis, letztere in einem angefaulten Blattstengel eingelagert, so dass die Athemröhren herausragen (Original).

Fig. 138. Ei von Paniscus testaceus (nach Leuckart).

Schicht des Chorions Luft zuzuführen. Das Chorion wird also hier, wie auch bei anderen Insecteneiern, mehrschichtig (Exo- und Endochorion) und setzt sich aus homogenen und porösen Lagen zusammen, die nach unserer Beobachtung eine recht complicirte und von der gewöhnlichen Bildung des Chitins abweichende Entstehungsweise haben können.

Andere eigenartige Gestaltungen des Chorions kommen bei den Insecten in Menge vor und stehen jedenfalls ebenso in Beziehungen zur Ablage der Eier. Aus der Fülle des Materials greifen wir nur noch das Ei von Cleandrus graniger, einer indischen Heuschrecke, heraus, an welchem der spitz zulaufende und kielartig gestaltete Pol zwei ihn umgreifende Falten zur Ausbildung bringt (Fig. 137 *A*), sowie dasjenige einer Schlupfwespe, Paniscus testaceus, welches in einen langen Stiel ausläuft (Fig. 138); dieser endigt mit einer knopfartigen Scheibe, welche beim Befestigen des Eis an der Raupe unter deren Haut versenkt wird. Im Uebrigen verweisen wir bezüglich der grossen Mannigfaltigkeit der Formen auf die ausführliche Darstellung Leuckart's (1855).

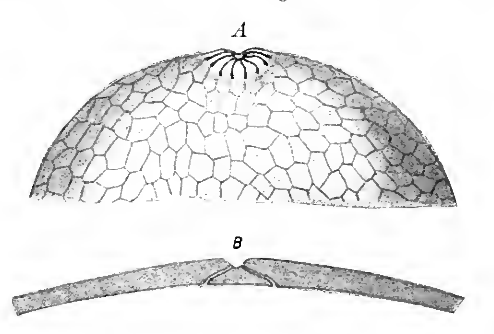


Fig. 139. *A* Oberer Eipol eines Sphyngiden mit dem Mikropylapparat. *B* Durchschnitt bei stärkerer Vergrösserung.

Das vom Chorion fest umschlossene Insectenei, dessen Befruchtung erst nach Verlassen des Ovariums im Eileiter, d. h. also nach seiner völligen Ausscheidung, erfolgt, bedarf für das Eindringen der Samenfäden einer **Mikropyle**, und wie das Chorion selbst zeigt auch diese höchst mannigfaltige Bildungen (Leuckart 1855, Meissner 1856, Leydig 1867). Im einfachsten Fall stellt die Mikropyle einen das Chorion durchbohrenden Canal dar, welcher aussen weiter, fast trichterförmig sein kann, während er sich nach innen zu verengert und mit einem feinen Porus an der Innenfläche des Chorions mündet. Es scheint, dass in der Umgebung der Mikropyle die Dotterhaut am Chorion festhaftet, so dass von deren Seite dem Eindringen der Spermatozoen kein Hinderniss bereitet wird.

In der Mehrzahl der Fälle liegt die Mikropyle am vorderen Eipol (Fig. 139), woselbst sich ein Mikropylfeld durch seine abweichende Zeichnung kenntlich macht oder eine grubenförmige Vertiefung, andererseits aber auch eine kegelförmige Erhebung die Lage der Mikropyle bezeichnet. Von dem Mikropylgrübchen können sich verschiedene Canäle in's Innere erstrecken (Fig. 139), wie überhaupt das Auftreten mehrfacher Mikropylcanäle für das Insectenei oft recht characteristisch ist.

Als Mikropylapparat deutet man bei Pyrrhocoris einige ungefähr knopfförmige Erhebungen, welche am vorderen Pol des Eis gelegen sind und in denen je ein feiner Canal nach dem Ei-Innern zu verlaufen scheint; bei anderen Hemipteren rücken die in grösserer Zahl vorhandenen, als Mikropylen angesehenen Vorrichtungen mehr vom vorderen Pol ab und stehen im Kreise um das ganze Ei herum oder finden sich auch in

anderer Vertheilung. Von manchen dieser Bildungen, z. B. den als „Samenbecher" bezeichneten becherförmigen Erhebungen des Chorions, ist es zweifelhaft geworden, ob sie als Mikropylen aufzufassen sind. Sie sollen keinen Canal enthalten und ähnlich wie die Eistrahlen von Nepa nur zur Luftzufuhr dienen, da das Ei mit einer schon im Follikel abgeschiedenen Schleimschicht bedeckt ist (J. Gross 1901). Die letztere Thatsache, d. h. die Schleimbedeckung der Eioberfläche bis zur Höhe des Bechers, würde im Uebrigen auch zu Gunsten der Deutung als Mikropylen sprechen, welche anderenfalls als Erhebungen nicht recht denkbar wären.

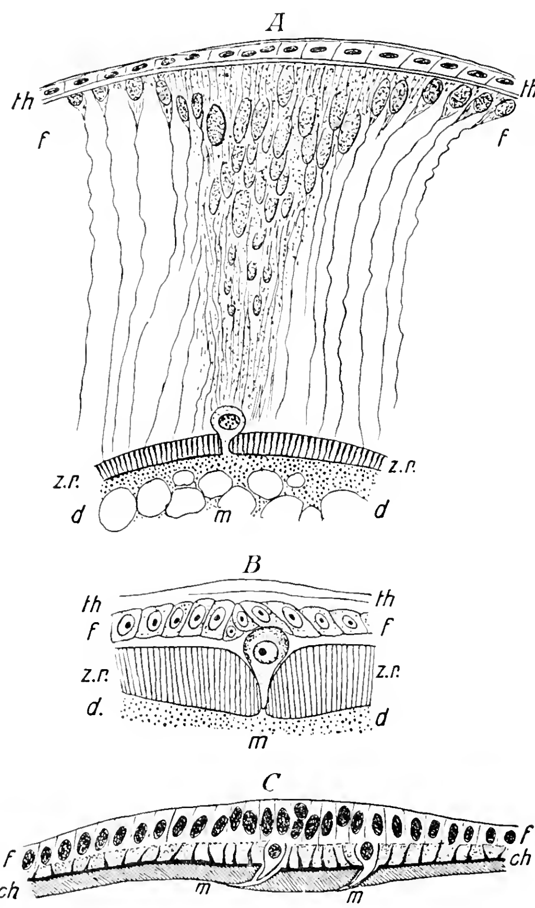


Fig. 140. Bildung der Mikropylcanäle *A* von Perca, *B* von Pygosteus pungitius nach Eigenmann, *C* von Meconema varians (Original).
ch Chorion, *d* Dotter, *f* Follikelepithel (Granulosa), *m* Mikropylcanal mit der darüber liegenden Follikelzelle, *th* Theca folliculi, *z. r.* Zona radiata.

Seitlich am Ei oder sogar in der Nähe des hinteren Eipols können die Mikropylcanäle bei den Orthopteren liegen; bei Oedipoda finden sie sich z. B. in grösserer Zahl (30—40) im Umkreis des hinteren Pols. Desgleichen sind sie bei Pulex am hinteren Pol gelegen, obwohl dieses Insect auch am vorderen Eipol den gleichen Mikropylapparat aufweist (Leuckart, L. Landois 1867). Offenbar dient die Einrichtung der mehrfachen Mikropylcanäle der Zuführung mehrerer oder vieler Spermatozoen in das Ei, wovon weiter unten noch die Rede sein wird.

Die Bildung der Mikropylcanäle erfolgt, wie wir bei einer Heuschrecke (Meconema varians) beobachten konnten, in ähnlicher Weise wie die der Chorionporen: eine Epithelzelle drängt sich über das Niveau der anderen hervor und sendet einen langen, konischen Fortsatz nach innen (Fig. 140 *C*), der während der Abscheidung des Chorions erhalten bleibt und nach Vollendung derselben eingezogen wird; der Hohlraum des Chorions, worin er lag, wird zum Mikropyl-

canal. Diesen recht ähnliche Bilder finden wir bei den Knochenfischen (Fig. 140 *A* u. *B*), bei denen zwar die Eihülle eine andersartige Entstehungsweise zeigt, nämlich als Zona radiata vom Ei selbst gebildet wird, wo aber doch auch eine Follikelzelle durch ihre Lage, sowie dadurch sich vor den übrigen auszeichnet, dass sie gegen das Ei hin einen Fortsatz ausstreckt, welcher zur Bildung des Mikropylcanals die Veranlassung gibt (Eigenmann 1890; Fig. 140 *A* u. *B*.)

Die äussere Mikropylöffnung, die, wie erwähnt, vielfach trichterförmig erweitert ist, findet man bei den Insecten häufig mit einer Art Schleimpropf bedeckt, der einen Bestandtheil der das ganze Ei überziehenden dünnen Schleim oder Gallertschicht darstellt und vielleicht für das Eindringen der Spermatozoen, möglicher Weise auch als späterer Verschluss der Mikropylöffnung von Bedeutung ist. Aehnliche Einrichtungen scheinen auch bei den Eiern anderer Thiere vorzukommen; so findet sich an den ebenfalls mit einem schleimigen Ueberzug versehenen Eiern von Petromyzon am animalen Pol des Eis, wo einige Autoren eine Mikropyle sehen wollten, andere sie aber nicht fanden (Böhm, Herfort), über einer Verdickung der Eihaut eine besondere Substanzanhäufung von unregelmässiger Form, die sogen. „Flocke", welche bei der Besamung des Eis zahlreiche Spermatozoen enthält (vgl. Cap. „Befruchtung").

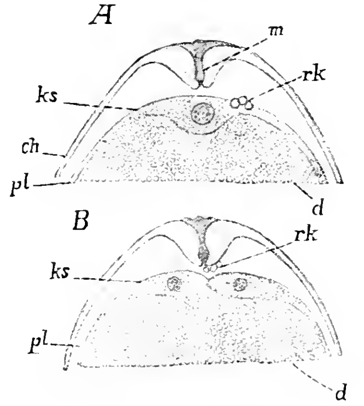


Fig. 141. *A* und *B* der obere Pol des Eis von Argonauta argo im optischen Längsschnitt, etwas schematisirt (nach Ussow).
ch Chorion, *d* Dotter, *ks* Keimscheibe, *m* Mikropyle, *pl* äussere Plasmaschicht, *rk* Richtungskörper.

Das Auftreten mehrfacher oder sogar zahlreicher Mikropylcanäle ist als eine Einrichtung zur leichteren Herbeiführung der Befruchtung zu betrachten, wobei angenommen werden muss, dass entweder das Ei selbst sich gegen Ueberfruchtung zu schützen vermag, oder dass Polyspermie bei diesen dotterreichen Eiern nicht von Nachtheil, möglicher Weise sogar vortheilhaft ist, wie dies für die meroblastischen Wirbelthiereier festgestellt wurde. Thatsächlich ist auch von den Eiern der Insecten, bei denen häufiger mehrere Mikropylen vorkommen, das Eindringen einer grösseren Zahl von Spermatozoen bekannt (Blochmann, Henking; vgl. das Capitel „Befruchtung"), so dass die Polyspermie thatsächlich auch hier von functioneller Bedeutung zu sein scheint.

Weit einfacher als bei den Insecten liegen die Verhältnisse hinsichtlich der Mikropyle bei den Cephalopoden, deren Eihülle ebenfalls vom Follikelepithel abgeschieden wird und somit als Chorion zu bezeichnen ist (Ussow, Vialleton). Das einschichtige, zwar dünne und durchsichtige, aber doch recht feste Chorion erscheint in der Gegend des animalen Pols verdickt; eine grubenförmige Vertiefung führt hier in den anfangs weiten, später sich verengernden Mikropylcanal hinein (Fig. 141 *A* u. *B*). Eine Dotterhaut fehlt den Cephalopoden. Vom Chorion können stielartige Verlängerungen ausgehen, die sich mit einander verschlingen und die Befestigung der Eier an der Unterlage besorgen (Octopoden) oder das Ei ist noch von einer Kapsel umgeben (Sepia, Sepiola) bezw. mit anderen zu-

sammen in eine Gallertmasse zur Bildung von Laichschnüren eingeschlossen (Loligo etc., vgl. p. 1095 Spec. Theil, 1. Aufl.).

Recht eigenartig verhält sich das Chorion der Chitonen, welches bei den einzelnen Gattungen verschiedene Bauart aufweist; bei Chiton fascicularis zeigt es eine unregelmässige Oberfläche, bei Schizochiton incisus ist diese mit warzenförmigen Höckern besetzt, während sie bei Acanthopleura und einigen Arten der Gattung Chiton ringsum radiär abstehende Stacheln trägt (Fig. 142), die nicht unähnlich dem Verhalten des Insectenchorions auf polygonalen Feldern der Schalenoberfläche stehen (von Jhering 1878, A. Kowalevsky 1883). Vermittelst der Stacheln können sich die Eier an einander heften und zu grösseren Packeten vereinigen, um so in der Kiemenhöhle getragen zu werden.

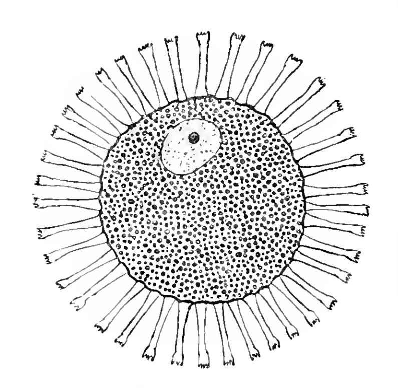


Fig. 142. Ei von Acanthopleura echinata mit Keimbläschen, Chorion und Stachelbesatz. Durchschnitt: nach dem gefärbten Präparat. (Das Material verdanken wir der Freundlichkeit des Herrn Professor Plate.)

An jedem Stachel lässt sich beim Eierstockei je ein Kern erkennen, und man nimmt an, dass von der zugehörigen Follikelzelle die Bildung des Stachels ausging. Sowohl für diese wie auch für das Chorion selbst ist eine Entstehung durch directe Umwandlung der Follikelzellen angegeben worden (Garnault 1888, Plate 1897), obwohl letztgenannter Forscher wenigstens theilweise auf dem Standpunkt steht, diese chitinähnlichen Eischalen möchten durch Secretion von Seiten des Follikelepithels gebildet werden, so bei Acanthopleura. Eine Bildung des Chorions durch directe Umwandlung der Zellen wurde auch früher für die Insecten angenommen, ohne sich indessen zu bestätigen. Man darf wohl auch hier Aehnliches erwarten, wo die ungünstigen Verhältnisse im Ovarium das Erkennen des Vorgangs erschweren.

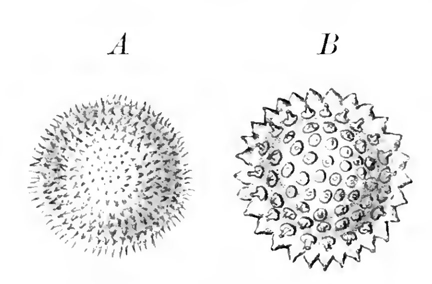


Fig. 143. *A* Ei von Macrobiotus Oberhäuseri, *B* von M. Schultzei (nach Greeff).

Mit Stacheln sind auch die Eier mancher Actinien (Actinia, Urticina, Bolocera, Peachia) bedeckt (Lacaze-Duthiers, Appellöf 1900); diese Stacheln sitzen der dünnen Eihülle mit breiter Basis auf und laufen distalwärts spitz zu.

Nach Appellöf's Ansicht entstehen die Stacheln der Eier von Urticina erst nach der Ablage des Eis, und zwar dadurch, dass eine auf dem Ei befindliche plastische Masse, welche im Ovarium zwischen Eioberfläche und Follikelwand bemerkbar ist, sich unter dem Einfluss des Seewassers in so regelmässiger Weise zu den Stacheln umgestaltet.

Wir möchten hier auch die mit kleinen spitzen Höckern besetzte Eischale einiger Tardigraden erwähnen (Fig. 143), ohne zu ent-

scheiden, welcher Natur sie ist, d. h. ob sie innerhalb des Ovariums oder im Leitungsapparat gebildet wird. Aehnliches gilt für die Eier der Gastrotrichen, deren Schale mit kegelförmigen oder cylindrischen Erhebungen besetzt ist, die sich am freien Ende theilen können, welche Einrichtung zur Verankerung der Eier an Wasserpflanzen u. dgl. dient (ZELINKA 1889).

Die Erhebungen und Fortsätze, welche auf den Eihüllen der Knochenfische vorkommen, wurden bereits weiter oben (p. 274) erwähnt, und von dem Chorion der Ascidieneier bezw. dem eigenthümlich modificirten Follikelepithel, welches auch am abgelegten Ei noch vorhanden ist und ihm als Schwimmapparat zu dienen scheint, wird weiter unten noch die Rede sein (Fig. 182, p. 324).

c. Tertiäre Eihüllen.

(Eiweiss-, Gallerthüllen, Cocons etc.)

Bei vielen Eiern wird über der Dotterhaut oder dem Chorion vom Eileiter oder besonderen Drüsen desselben noch eine mehr oder weniger massige Schleim- oder Gallertschicht ausgeschieden, wie dies bereits von den Insecteneiern erwähnt wurde, wie es bei den Eiern der Fische und Amphibien häufig der Fall ist und auch bei den Eiern mancher wirbelloser Thiere (Geryonia, Sagitta u. a.) vorkommt. Auch festere Schalen werden auf diese Weise um das Ei und seine primäre oder secundäre Hülle ausgeschieden; wir erinnern nur an die Phyllopoden (Apus, Branchipus), bei denen im Leitungsapparat um das bereits von der Dotterhaut umschlossene Ei eine feste chitinöse Schale gebildet wird, die bei Branchipus durch leistenartige Erhebungen eine unregelmässige Felderung erhält. Desgleichen werden im Eileiter oder Uterus Schichten von Eiweiss dem Ei aufgelagert und umgeben sich dann noch mit einer festen, hornigen Kapsel, wie bei den Cephalopoden (Sepia, Sepiola), so dass der Embryo mehrfach geschützt und wohl auch für seine Ernährung entsprechend gesorgt ist. Letzteres ist jedenfalls, abgesehen von dem grossen Dotterreichthum der Eier, bei den Reptilien und Vögeln der Fall, bei denen eine höchst umfangreiche Eiweissmasse den Dotter

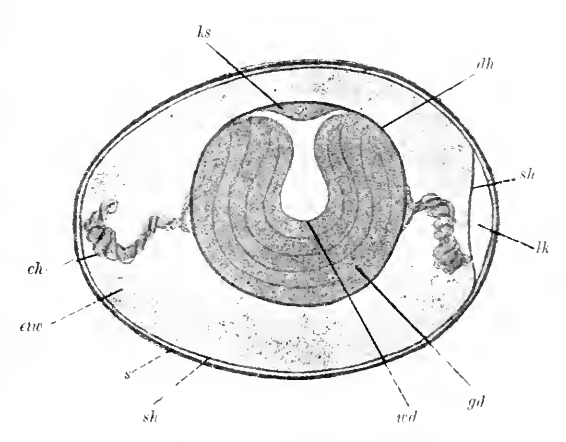


Fig. 144. Längsdurchschnitt des Hühnereis in etwas schematisirter Darstellung.

ch Chalazen, *dh* Dotterhaut, *eiw* Eiweiss, *gd* gelber Dotter, *ks* Keimscheibe, *lk* Luftkammer, *s* Schale, *sh* Schalenhaut, *wd* weisser Dotter.

umlagert. Die Eier erreichen dementsprechend einen ganz aussergewöhnlichen Umfang und müssen in Folge dessen wieder durch besondere Vorrichtungen, wie die Kalkschale, gefestigt werden.

Das Vogelei besteht aus dem schon früher besprochenen umfangreichen Dotter, dem die Keimscheibe aufliegt, und der von einer dünnen Dotterhaut umgeben ist (Fig. 144). So ist das reife Eierstocksei beschaffen, welches den Follikel verlässt, um in die Bauchhöhle und von da durch das Ostium tubae in den Eileiter zu gelangen; von dessen drüsiger Wandung wird das Eiweiss abgeschieden, welches in mehreren Schichten den Dotter umgibt; die innerste dieser Schichten, die dem Dotter anliegt, ist besonders dicht und setzt sich an zwei gegenüberliegenden Polen der Dotterkugel in je einen spiralig gewundenen Strang fort. Diese sogen. Hagelschnüre oder Chalazen erstrecken sich durch das übrige Eiweiss zu den beiden Eipolen (Fig. 144)[1]. Die Eiweissmasse ist von einer straffen Membran, der sogen. Schalenhaut oder Membrana testae umgeben; letztere besteht aus zwei Schichten, welche am stumpfen Eipol auseinander weichen, um hier die für die Embryonalentwicklung wichtige Luftkammer zu bilden. Ueber der Schalenhaut liegt die feste Kalkschale (Testa), die grösstentheils (bis zu 98%) aus Kalksalzen besteht und in Folge ihrer Porosität luftdurchlässig ist, eine für die Entwicklung des Embryos ebenfalls sehr bedeutungsvolle Einrichtung. Mit der zunehmenden Grösse des Vogeleis erreicht die Kalkschale eine bedeutende Stärke, wie dies ja z. B. von dem Straussenei allgemein bekannt ist.

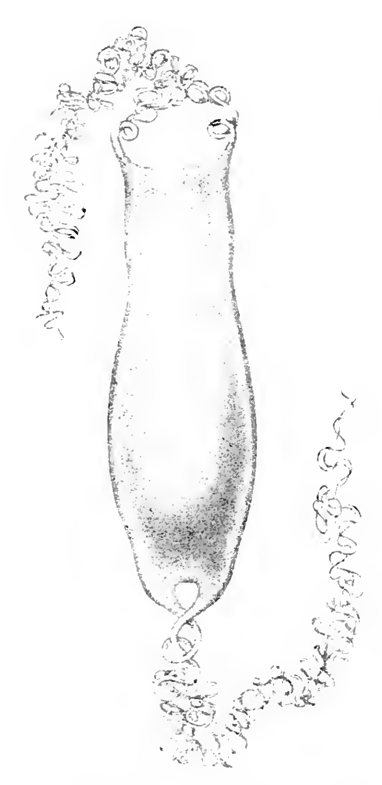


Fig. 145. Scyllium-Ei (nach Meisenheimer).

Dem Vogelei ist das der Reptilien sehr ähnlich, nur dass die Chalazen fehlen und die Kalksalze in der Schale mehr zurücktreten können, wie bei den Eidechsen und Schlangen, die eine mehr pergamentartige Eischale zeigen, während dieselbe bei den Krokodilen und Schildkröten recht fest, wie beim Vogelei, ist.

Durch feste Hüllen gut geschützt sind auch die Eier der Selachier, soweit diese nicht lebendig gebärend sind. Auch bei ihnen wird das sehr dotterreiche Ei im Leitungsapparat mit Eiweiss und sodann mit einer grossen hornigen Kapsel umgeben, die bei den

---

[1]) Chalazen, die von dem verdichteten Eiweiss in der Umgebung des Dotters gebildet werden, kommen auch bei Ichthyophis vor, wie überhaupt das Ei dieser Amphibien durch den gelben Dotter und die weissliche Keimscheibe eine gewisse Aehnlichkeit mit den Eiern der Sauropsiden besitzt (P. u. F. Sarasin 1887).

einzelnen Gattungen verschieden gestaltet ist; bekannt sind die fast viereckigen Eikapseln der Rochen und Haie, die an den Ecken in Schnüre sich verlängern (Fig. 145), womit die Befestigung der Eier an Pflanzen bewerkstelligt wird. Anfangs verschlossene und nachher sich öffnende Spalten erlauben während der späteren Zeit der Embryonalentwicklung das Einströmen des Seewassers in die Kapsel, und zuletzt das Ausschlüpfen des jungen Fisches. Eine von dieser Form ganz abweichende Gestalt zeigen die Eier einiger anderer Haifische, indem bei Cestracion die birnförmige Kapsel von zwei bandförmigen Falten spiralig umwunden wird und bei Callorhynchus die längliche und platte Kapsel einen gefaserten Rand zeigt. Abbildungen dieser sonderbar gestalteten Haifischeier sind in GÜNTHER's Handbuch der Ichthyologie gegeben.

Bei den Haifischen finden sich gelegentlich mehrere Eier in einer Kapsel, welches Verhalten bereits zu der Bildung von Cocons hinüberleitet, wie sie bei vielen wirbellosen Thieren gefunden werden. Unter einem **Cocon** versteht man eine vom Mutterthier mit Hilfe von Drüsensecreten erzeugte Vorrichtung zur Aufnahme einer Anzahl von Eiern, die hier Schutz und in vielen Fällen auch Nährsubstanzen finden. Wir hatten bereits im Speciellen Theil dieses Buches wiederholt derartige Gebilde anzuführen, die z. B. in der Abtheilung der Würmer sehr häufig vorkommen; so besitzt Dinophilus einen sehr einfachen Cocon, in welchem zwei bis drei oder auch eine grössere Anzahl Eier, von einer durchsichtigen Haut umschlossen in einer dünnflüssigen Masse liegen (Fig. 146).

♂ ♀ ♀

Fig. 146. Cocon von Dinophilus apatris mit grösseren weiblichen (♀) und kleineren männlichen Eiern (♂), vgl. p. 252 (Original).

Bei den Lumbriciden findet man die bekannten citronenförmigen Cocons, welche in eine, von den Hautdrüsen des Regenwurms ausgeschiedene Schleimröhre abgelegt werden (Fig. 147 *A* u. *B*), wie dies schon von den älteren Autoren beobachtet und von den neueren bestätigt wurde (HERING, VEJDOVSKY, FOOT 1898 u. A.). Die Cocons besitzen einen Eiweissgehalt, von welchem sich die Embryonen nähren, um wie im vorhergehenden Falle zu einer ansehnlichen Grösse heranzuwachsen. Aehnlich verhalten sich die Cocons der Hirudineen, die durch Auflagerung einer spongiösen Substanz besonders dickwandig werden (Fig. 148) und einen bedeutenden Umfang (bis zu 2 cm Länge beim medicinischen Blutegel) erlangen. Die Cocons der Lumbriciden und Hirudineen werden durch das Secret von Hautdrüsen, also aussen am Körper gebildet, worauf sich der kurze vordere Theil des Körpers aus ihnen zurückzieht; die völlige Erhärtung der Cocons erfolgt jedenfalls erst später[1]).

Als Cocons dürften wohl auch die gestielten Eikapseln von Branchiobdella anzusehen sein, obwohl sie nur ein Ei enthalten;

[1]) Eine sehr eingehende Darstellung von der Bildung der Cocons verschiedener Hirudineen gibt BRANDES in der soeben erschienenen Schlusslieferung des LEUCKART'schen Parasitenwerks (Leipzig 1901, p. 780 ff.).

letzteres ist für gewöhnlich auch bei den Eikapseln der rhabdocölen Turbellarien der Fall, obwohl in ihnen auch mehrere Eier vorkommen (Fig. 149), bei Vortex viridis bis zu 12 (L. v. GRAFF 1882). Die Cocons der Rhabdocölen, ebenso wie die der tricladen Dendrocölen

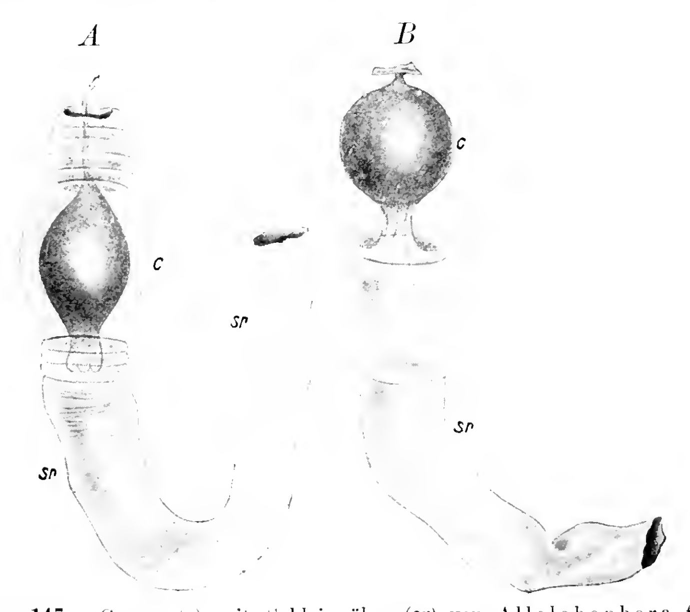


Fig. 147. Cocons (*c*) mit Schleimröhre (*sr*) von Allolobophora foetida (nach K. FOOT).

In *A* ist der Cocon von der Schleimhülle umgeben, in *B* erscheint dieselbe zurückgezogen und an einer Stelle fernrohrartig zusammengeschoben, der Cocon liegt frei.

haben die Eigenthümlichkeit, dass sie ausser den Eizellen noch eine grosse Zahl von Dotterzellen enthalten, welche dem heranwachsenden Embryonen zur Ernährung dienen (vgl. unten p. 363).

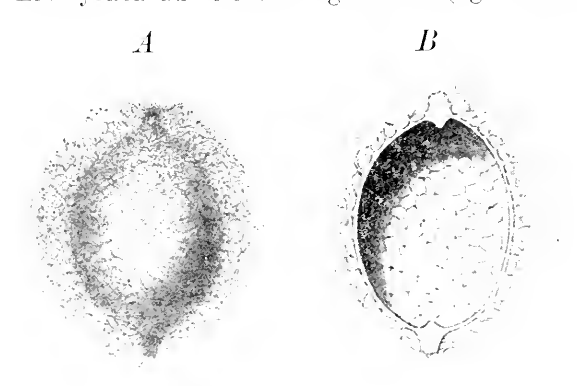


Fig. 148. *A* u. *B* Cocons von Hirudo medicinalis in Oberflächenansicht und durchschnitten (nach MEISENHEIMER).

An beiden Polen sind die nach dem Zurückziehen des Wurmvorderkörpers zusammen gezogenen und propfartig verschlossenen Stellen sichtbar.

Letzteres ist auch in den Eikapseln der Trematoden der Fall (Fig. 150), die jedoch für gewöhnlich nur eine Eizelle beherbergen. Man bezeichnet sie daher als Eier und nicht als Cocons; doch wird man sie wegen der genannten Uebereinstimmung hier in Vergleich setzen

dürfen, da sie offenbar von gleicher Entstehung sind, wie besonders aus den noch zu erwähnenden Merkmalen hervorgeht. Naturgemäss wird auch bei ihnen die Hülle erst nach der Vereinigung mit den Dotterzellen, d. h. im Leitungsapparat gebildet. Diese Eischalen oder Eikapseln zeigen noch zwei weitere Eigenthümlichkeiten; sie sind nämlich gestielt oder mit einem Deckel versehen bezw. beides gleichzeitig (Fig. 150 *A*). Uebrigens konnten wir auch an den Eiern der Distomeen, speciell bei Dist. lanceolatum, öfters in ziemlicher Länge oder nur als Rudiment einen solchen gewundenen Faden beobachten. Dieses Verhalten wurde bereits von den Rhabdocölen erwähnt; desgleichen kommt an den Eiern der Polycladen ein solcher zur Befestigung an die Unterlage dienender Stiel vor. Da bei den Polycladen ausserdem ein (wie bei den Trematoden) am Rande gezähnelter Deckel vorhanden sein kann und bei ihnen gelegentlich mehrere Eizellen in einer Schale sich finden sollen, so wird dadurch die Uebereinstimmung mit der coconartigen Eikapsel der Trematoden eine recht grosse.

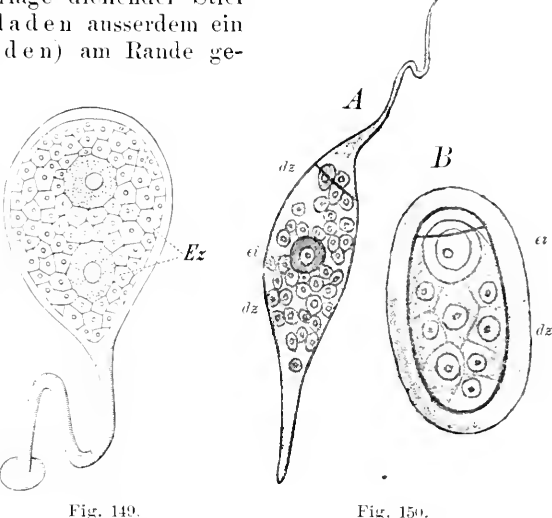


Fig. 149. Fig. 150.

Fig. 149. Gestielte Eikapsel von Prostoma Steenstrupii mit zwei Eizellen (*Ez*) und umgebenden Dotterzellen (nach HALLEZ).

Fig. 150. Gedeckelte Eier von Microcotyle mormyri (*A*) und Distomum tereticolle (*B*), mit je einer Eizelle (*ei*) und einer Anzahl Dotterzellen (*dz*) (nach LORENZ und SCHAUINSLAND).

A Eischale mit dem fadenförmigen Fortsatz; *B* die gedeckelte Eischale ist noch von einer Gallerthülle umgeben.

Sehr verschiedenartig sind die Cocons bei den Gastropoden gestaltet, von denen bereits im Speciellen Theil (I. Aufl. p. 989 u. ff.) eingehender die Rede war. Erwähnt sei nur, dass auch in ihnen vielfach nur ein Ei vorhanden ist (Paludina, Helix, Limax u. a.), sei es, dass die übrigen Eier auf Kosten des einen heranwachsenden Embryos zu Grunde gingen oder von Anfang an nur ein Ei in den Cocon eingeschlossen wurde. Während diese Cocons zuweilen recht bedeutende Grösse besitzen, sind die Eier selbst nur klein, dafür jedoch von einer umfangreichen Eiweissmasse umgeben. Der heranwachsende Embryo erfüllt schliesslich den ganzen Cocon, der nunmehr wie ein Ei erscheint. Da seine Schale sich mit Kalksalzen incrustirt, macht er jetzt durchaus den Eindruck eines Vogeleis und erreicht auch die Grösse eines solchen; bei dem von P. und F. SARASIN beschriebenen ceylonesischen Helix Waltoni wird er so gross wie ein Sperlingsei, bei den südamerikanischen Bulimus-Arten sogar wie ein Taubenei.

Auch die Insecten bringen in einigen Fällen Cocons zur Ausbildung, so z. B. Mantis, bei welcher dieselben längliche, aus einer

spongiösen Masse bestehende Kapseln darstellen, die mit breiter Basis an Pflanzenstengeln und Steinen ansitzen. Bei Periplaneta sind es feste chitinige Gebilde von kofferähnlicher Form, die längere Zeit vom Weibchen am Hinterende des Abdomens herumgetragen werden, und worin in Fächern aufgereiht die von Dotterhaut und Chorion umschlossenen Eier liegen. Anders, nämlich in Form eines Gespinnstes stellt sich der Cocon von Hydrophilus dar, ein rundliches Gebilde, welches an der Unterseite von Blättern am Wasserspiegel abgelegt wird, und von dem ein ebenfalls gesponnener, dünner Stiel nach oben ragt; im Cocon finden sich pallisadenartig angeordnet 45 bis 50 Eier. Diese Art Cocons nähern sich bereits denjenigen der Spinnen, welche ja ebenfalls die Eier als ein Gespinnst umschliessen.

Nicht unähnlich den Cocons sind jene als Ephippien bezeichneten Gebilde, welche bei den Daphniden die Dauereier einschliessen (Lubbock 1859). Das Ephippium entsteht als eine sattelförmige Verdickung der Schale in der Umgebung des Brutraumes, welche mit den darin enthaltenen (ein oder zwei) Dauereiern abgeworfen wird; es dient ihnen zum Schutz, sowie dadurch, dass in seiner chitinösen Wandung zellige, lufthaltige Räume entstehen und eine Art Schwimmgürtel gebildet wird, zur besseren Verbreitung der Dauereier. Bei nahen Verwandten der Gattung Daphnia (Bosmina u. a.) wird nicht ein Theil der Schale zu einem Eierbehälter umgewandelt, sondern die Eier werden einfach in die abgestreifte Körperhaut der Mutter abgelegt, so dass diese ebenfalls eine schützende Hülle um sie bildet. Letzteres Verhalten wiederholt sich übrigens bei den Tardigraden und bei einigen Milben (p. 675 u. 620 Spec. Theil I. Aufl.).

Gallerthüllen. Sehr verbreitet ist, besonders bei den wasserlebenden Thieren, die Erscheinung, dass die Eier von Gallerthüllen, entweder einzeln (Urodelen, Ceratodus) oder in grösseren Mengen vereinigt, umgeben werden und im letzteren Fall kleinere oder grössere Laichmassen bilden. Diese treten in unregelmässigen Klumpen (Cephalopoden, Froschlaich) oder als Platten (Polycladen, Gastropoden, Insecten), sowie in Form von Schnüren auf (Nemertinen, Gordiiden, Anneliden, Gephyreen, Gastropoden, Cephalopoden, Krötenlaich, Ichthyophis).

Eine inhaltreiche Zusammenstellung der Schutzmittel, über welche das Ei verfügt, gibt Loisel in seiner kürzlich erschienenen Schrift: „La défense de l'œuf", in welcher die Schutzmittel gegen Austrocknen, gegen Feuchtigkeit, Temperaturschwankungen, mechanische Störungen, gegen Bacterien und andere Feinde behandelt sind. Die Schutzmittel des Eis in allen den genannten und noch anderen Richtungen sind sehr verschiedener Art und beruhen hauptsächlich auf den Eihüllen, sowie der Art und Weise der Eiablage, seltener auf der Beschaffenheit des Eis selbst.

6. Eiablage und Brutpflege.

Mit den letzten Betrachtungen über die Eihüllen gelangten wir bereits zur Ablage der Eier; es liegt nicht in unserer Absicht, dieses umfangreiche Gebiet eingehend zu behandeln, doch möchten wir immerhin die hauptsächlichen Punkte hervorheben.

In der einfachsten Weise vollzieht sich die Ablage der Eier dann, wenn dieselben einzeln oder in grösserer Anzahl vom Mutterthier direct in das Wasser abgegeben werden, wie dies bei vielen Süsswasser-, besonders aber bei Meeresbewohnern der Fall ist (bei Cölenteraten, Würmern, Echinodermen, Mollusken, Molluskoïden, Ascidien, Vertebraten, [Fischen und Amphibien]). Bei den Meeresthieren fällt dabei noch auf, dass die Eier vielfach nur mit zarten Hüllen umgeben, gelegentlich auch ganz hüllenlos sind, während dies bei den Süsswasserthieren nur äusserst selten (bei Dreissensia z. B.) vorkommt. Ob der Salzgehalt des Wassers oder welche anderen Gründe hierbei maassgebend sind, ist schwer zu entscheiden, als Thatsache gilt jedoch, dass in den grossen Wasserbecken der Meere für die Entwicklung solcher Eier günstigere Bedingungen vorhanden sind, denn man findet bei den im Süsswasser lebenden Verwandten solcher mariner Thiere, welche die Eier frei ablegen und frei schwärmende Larven besitzen, diese letzteren unterdrückt und die Entwicklung zu einer mehr oder weniger directen geworden.

Die frei in's Wasser abgelegten Eier sinken zu Boden oder bleiben noch öfter im Wasser schweben, um hier ihre Embryonalentwicklung zu durchlaufen; solche flottirende Eier trifft man häufig im Plankton an. Bei Wasserthieren werden die Eier vielfach zu grösseren Mengen vereinigt und bilden dann die schon erwähnten Laichmassen, welche durch gemeinsame Gallerthüllen, verschiedenartige Klebmittel, verbindende Stiele an den Eihäuten oder Cocons hergestellt werden (Amphibien, Insecten, Gastropoden, Cephalopoden u. a.)

Bei den Landthieren sind die Bedingungen für die Entwicklung der Eier weniger günstige, und man findet daher bei ihnen im Allgemeinen eine grössere Sorgfalt auf die Ablage der Eier verwendet, obwohl eine solche auch nicht selten bei Wasserthieren anzutreffen ist. Sie besteht zunächst im Aufsuchen eines geeigneten und geschützten Ortes für die Ablage der Eier, im Befestigen derselben an irgend welche Gegenstände u. s. f. (Cephalopoden, Insecten, Urodelen und viele andere). Eine höhere Stufe ist schon darin zu sehen, wenn das Mutterthier die Eier an eine Stelle bringt, wo das ausschlüpfende Junge später sofort die ihm entsprechende Nahrung findet, wie uns das von vielen Insecten bekannt ist, welche ihre Eier an die Nährpflanzen der Larve (Blattwespen, Gallwespen, Schmetterlinge), an faulendes Fleisch (Fliegen), in Wasser (Eintagsfliegen, Libellen, Mücken u. a.), an oder in den Körper von Insectenlarven (Schlupfwespen) und an andere geeignete Oertlichkeiten ablegen.

Viele Thiere sorgen durch besondere Vorrichtungen für einen Schutz und gedeihliche Entwicklung ihrer Eier. In den einfacheren Fällen sieht man sie Höhlungen in den Sand oder in das Erdreich graben und diese nach vollzogener Ablage der Eier wieder zudecken; auch wird wohl diese Erdhöhle besonders ausgebaut und geglättet. Diese Art der Eiablage trifft man bei vielen Wirbellosen und Wirbelthieren (Limulus, Phalangiden, Myriopoden, Pulmonaten [Helix], Amphibien [Ichthyophis], Eidechsen, Schildkröten, Schlangen) an; selbst bei den Vögeln (Megapodius) kommt noch eine derartige Form der Eiablage vor, indem die

Grossfusshühner ihre Eier in grossen Haufen von Erde und Pflanzentheilen ablegen.

Mit dieser Art der Eiablage kann eine weitere Brutpflege noch in so fern verbunden sein, als das Mutterthier in der Nähe der Eier verbleibt, um sie zu bewachen (Myriopoden, Megapodius u. a.), oder sich über sie lagert (Ichthyophis, Schlangen). Hiermit nähern wir uns jener Art von Brutpflege, welche sich im Bau eines mehr oder weniger künstlichen Nestes äussert, die vielfach mit einer Bebrütung der Eier verbunden ist. Solche Nester findet man unter den Wirbellosen bei den Spinnen, Hymenopteren, bei welchen Arthropoden sie allerdings gleichzeitig den Zufluchtsort der Thiere selbst darstellen; verbreitet sind sie besonders bei den Wirbelthieren; selbst die sonst durch die einfache Art ihrer Eiablage ausgezeichneten Fische bauen gelegentlich Nester und bewachen dieselben, wie dies z. B. beim Stichling (Gasterosteus) der Fall ist, bei dem übrigens das Männchen das Nest baut und bewacht; Nester oder nestähnliche Bildungen kommen auch bei Cottus, Cyclopterus, Amia und einigen anderen Fischen vor. Sehr hoch entwickelt ist die Kunst des Nestbaus und die Brutpflege bei den Vögeln, wo sie sich in einem mehrwöchentlichen Bebrüten der Eier und Auffüttern der Jungen äussert.

Eine andere Art der Brutpflege besteht darin, dass das Mutterthier die Eier an der von ihm bewohnten Röhre oder Schale anheftet und sie im letzteren Fall mit sich herumträgt (Tubicole Anneliden, Gastropoden, Argonauta); Janthina bildet am Fuss eine Art von Floss, woran sie die Eikapseln befestigt (Spec. Theil I. Aufl. p. 991). Von hier ist es nur noch ein Schritt zur Befestigung der Eier am Körper des Mutterthieres selbst, wie sie bei einer Menge von Thieren stattfindet; so tragen die Rotatorien, einige Polychaeten und Hirudineen (Clepsine) die Eier ventral oder dorsal am Körper, an dem sich ausserdem eine Art von Brutraum bilden kann; auch Tentakel werden bei ihnen zu diesem Zweck umgebildet; ebenso werden bei Phoronis die Eier von den Tentakeln getragen. Auch Echinodermen (z. B. Psolus, können Eier oder Junge am Körper, und zwar sowohl am Bauch wie an der Rückenfläche tragen (H. Ludwig 1897). Bei den Crustaceen thun dies die Abdominalfüsse, bezw. es bildet sich aus lamellösen Anhängen der Thoraxextremitäten ein ventraler Brutraum (Arthrostracen), oder es kommen am Abdomen besondere Eiersäckchen zur Ausbildung (Copepoden). Auch Chelifer trägt seine Eier an der Bauchseite des Hinterleibs mit sich herum, ebenso Telyphonus und Phrynus (Strubell, A. Brauer); bei einigen Milben (Oribatiden) werden die Eier auf dem Rücken befestigt. Manche Spinnen (Lycosa, Tarantula u. a.) tragen die Cocons am Hinterleib. Ausnahmsweise üben auch die Weibchen der Fische eine Brutpflege aus; so verwachsen bei einem Lophobranchier (Solenostoma) die Bauchflossen zu einer Bruttasche, welche die Eier aufnimmt. Das Weibchen eines Siluriden (Aspredo batrachus) zeigt einen grossen Theil der Bauchfläche durch eine schwammige Umwandlung für das Tragen der Eier vorgerichtet. Auch bei der Wabenkröte, Pipa dorsigera, erfährt die Haut, jedoch hier die der Rückenfläche, eine ähnliche Veränderung, die Eier machen am Rücken der Kröte ihre Entwicklung durch, und man sieht die Jungen in zellenartigen Hautwucherungen stecken, bis

sie den Rücken des Mutterthiers verlassen. Beim Weibchen eines Hyliden (Notodelphys) werden die Eier in eine durch die Rückenhaut gebildete Bruttasche gebracht, worin ihre Entwicklung verläuft.

Es ist von Interesse, dass nicht nur das Weibchen die Brutpflege besorgt, sondern auch das Männchen einen Theil derselben oder sie ganz übernehmen kann. Abgesehen davon, dass sich bei den Vögeln die Männchen am Nestbau und Brutgeschäft betheiligen oder letzteres ausnahmsweise allein übernehmen, wie es vom Wassertreter (Phalaropus) und von Rhynchaea angegeben wird, trägt bei den Pantopoden das Männchen die Eier an seinem eigenen Körper. Das Männchen von Alytes obstetricans wickelt sich die Eischnüre um die Hinterbeine, um sich dann in die Erde einzugraben und zur Zeit des Ausschlüpfens der Jungen in das Wasser zu begeben. Eine ähnliche Brutpflege trifft man auch bei anderen Amphibien an, indem das Männchen eines in Trinidad lebenden Frosches, Phyllobates trinitatis, die mit dem Mund angehefteten Larven auf dem Rücken trägt (Boulenger), und auch bei dem von A. Brauer (1898) auf den Seychellen aufgefundenen Frosch (Arthroleptis seychellensis) scheint es das Männchen zu sein, welches die Larven auf dem Rücken mit sich herumträgt. Bei der südamerikanischen Kröte Rhinoderma Darwini beherbergt das Männchen die Jungen in seinem Kehlsack, wohin sie von der Mundhöhle aus gelangten.

Eine durch das Männchen ausgeübte Brutpflege kommt auch bei verschiedenen Fischen vor; dass die Männchen einiger Gattungen Nester bauen und sie bewachen, wurde bereits weiter oben erwähnt, jedoch kann sich die Fürsorge noch weiter erstrecken, indem sich die Jungen an dem Körper des Männchens festheften und von ihm herumgetragen werden. Bekannt ist die von den Männchen der Syngnathiden (Syngnathus, Hippocampus u. a.) ventral hinter dem After zur Ausbildung gebrachte umfangreiche Bruttasche, welche anfangs aus einer blossen, mit einer gallertigen Substanz erfüllten ventralen Furche besteht, in die hinein vom Weibchen die Eier gelegt werden, worauf sich die Falten über den Eiern bis auf eine übrig bleibende Oeffnung zusammenschliessen. Bei anderen Lophobranchiern werden die Eier ohne die Bildung einer Bruttasche einfach an die Bauchhaut des Männchens befestigt (Nerophis). Bei Chromis und bei anderen Siluriden (Arius) nimmt das Männchen die Eier durch den Mund auf, um sie bis zum Ausschlüpfen in der sehr geräumigen Rachenhöhle zu beherbergen. Andere, mehr oder weniger weit gehende Fälle von Brutpflege kommen auch sonst noch bei Fischen und Amphibien vor[1]).

Einige der genannten Beispiele führten bereits zu einer im Innern des Körpers ausgeübten Brutpflege, bei welcher diese Erscheinung zur höchsten Vollkommenheit geführt und dem jungen Thier neben dem denkbar günstigsten Schutz auch gleichzeitig eine Ernährung durch die Mutter gewährt werden kann. Das zur Welt kommende Junge

[1]) Hierauf bezügliche Zusammenstellungen sind ganz neuerdings von Wiedersheim (Brutpflege bei niederen Wirbelthieren. Biol. Centr.-Bl. 20. Bd. 1900) und Brandes (Die Brutpflege der Batrachier. Abh. Nat. Ges. Halle. 22. Bd. 1901 und Die Brutpflege der Fische. Zeitschr. f. Naturw. Halle. 66. Bd.) gegeben worden.

kann in Folge dessen bereits eine höhere Stufe der Ausbildung zeigen. Diese Thiere sind also lebendig gebärend. Die Fähigkeit, Eier oder lebendige Junge zur Welt zu bringen, ist sehr verschiedenartig vertheilt, und es gibt innerhalb ein- und derselben Gattung oder Familie solche Arten, die Eier legen und andere, die vivipar sind. Beide Formen können übrigens in einander übergehen, indem die abgelegten Eier vollständig ausgebildete Embryonen enthalten, welche alsbald ausschlüpfen (Milben, Reptilien u. a.), man nennt diese Thiere dann wohl ovovivipar.

Vivipare Thiere finden sich in allen grösseren Abtheilungen des Thierreichs. Die Spongien, Hydroiden, Actinien u. a. verlassen als Flimmerlarven den mütterlichen Körper; lebendig gebärende Arten finden wir unter den Würmern (Nemertinen, Nematoden u. a.), Echinodermen, Arthropoden, Mollusken u. s. f. Abgesehen von den niedersten Formen, bei denen die Eier sich einfach im Körperparenchym oder im Gastrovascularraum entwickeln (Poriferen, Cölenteraten), haben wir zu unterscheiden, ob ein Brutraum an irgend einem Theil des Körpers zur Ausbildung gelangt, oder ob sich die Entwicklung der Eier innerhalb der Genitalorgane bezw. in einem umgewandelten Abschnitt des Leitungsapparats vollzieht.

Das Vorkommen eines Brutraums bei den Anneliden in Form einer umfangreichen Bauchtasche (Autolytus) oder eines umgewandelten Tentakels (Spirorbis) wurde bereits oben erwähnt; auch bei den Echinodermen kann ein Brutraum gebildet werden, so bei Seesternen (Pteraster) durch Benutzung der Paxillen und Rückenhaut, oder bei einem Spatangiden (Hemiaster australis) durch eigenartige Umbildung der Stacheln über der Ambulacralfurche und vor Allem bei den Holothurien, bei denen besonders ventral gelegene Bruttaschen gebildet werden (Cucumaria) oder die Leibeshöhle als Brutraum benutzt wird (Phyllophorus, Synapta, Chirodota), wenn nicht, wie wir gleich hier vorgreifend bemerken wollen, die Genitalschläuche selbst zu Brutbehältern umgewandelt werden (Chirodota nach H. Ludwig 1897) oder bei den Ophiuren die Bursae diesem Zweck dienen.

Bei den Brachiopoden (Argiope) können die Eier ihre erste Entwicklung in zwei seitlichen, als Einstülpung der Körperwand entstandenen Bruttaschen durchlaufen, oder es bildet sich zu diesem Zweck eine mediane Einstülpung des ventralen Mantellappens (Thecidium). Durch Umbildung des Mantels bezw. Verwachsung seiner beiden Hälften kann auch bei den Lamellibranchiaten ein Brutraum gebildet werden (Entovalva mirabilis nach Völtzkow 1890); bei Isnochiton können die Eier in der Mantelrinne zur Entwicklung kommen (Plate 1897); bekanntermaassen dienen bei den Muscheln vielfach die Kiemen zur Aufnahme der Eier, bevor sie abgelegt werden, und so sieht man auch hier besondere Bruttaschen sich entwickeln, in denen sogar für eine Ernährung der heranwachsenden Embryonen gesorgt zu sein scheint (Pisidium). Letzteres ist in sehr ausgesprochenem Maasse der Fall in den Bruträumen der Crustaceen. Wir erwähnten bereits die Brutsäcke der Krebse, welche aus Anhängen der Extremitäten oder sonstwie durch Umwandlung von Theilen derselben gebildet werden, wie sie bei Arthrostraken, Cumaceen, Branchiopoden u. a. vorkommen, möchten jedoch noch besonders auf den Brutraum der

Cladoceren hinweisen, welcher sich am Rücken unter der Schale bildet; in ihn können die Eier direct aus dem Eileiter hinein gelangen, um sich in der ihn erfüllenden, durch Secretion einer anliegenden Zellschicht gelieferten Nährflüssigkeit zu entwickeln, bis schliesslich die Embryonen in weit ausgebildeter Gestalt durch die hintere Oeffnung den Brutraum verlassen.

Bei verschiedenen Ascidien verbleiben die Eier während der Embryonalentwicklung im Peribranchialraum, oder es bildet sich auch als ein Divertikel desselben ein besonderer Brutraum. Eine höhere Stufe der Brutpflege wird bei ihnen in so fern erreicht, als sich eine zeitweilige Verwachsung des Embryos mit der Cloakenwand herausbilden kann, d. h. also eine Verbindung zwischen dem mütterlichen und Embryonalkörper zur besseren Ernährung des letzteren, wie sie im vollkommensten Maasse bei den Säugethieren erreicht wird. Eine ähnliche, nur noch besser ausgebildete Einrichtung findet sich bei den Salpen, bei denen der Embryo durch Vermittlung eines besonderen Ernährungsorgans (Placenta) mit der Mutter verwächst und von ihr in einer sehr geeigneten Weise ernährt wird (Spec. Theil I. Aufl. p. 1267 u. 1333).

Erwähnt seien noch als eine besondere Form des Brutraums die Oöcien oder Ovicellen der Bryozoen, welche durch Ausstülpung der Körperwand entstehen, und in welche die Eier von der Leibeshöhle aus gelangen. Bekanntlich hat man sie als umgewandelte Individuen des Stockes angesehen, so dass also ein Vergleich mit den zu Brutkapseln (Gonophoren) umgewandelten Geschlechtsthieren (Medusen) der Hydroiden nahe liegt.

Die Entwicklung der Embryonen innerhalb der Genitalorgane bezw. in den Ausführungsgängen findet man in einzelnen Fällen schon bei Würmern und Echinodermen (verschiedenen Nemertinen und Nematoden, Chirodota u. a.); sie tritt dann, zwar auch noch vereinzelt, aber immerhin häufiger, bei den Mollusken und Arthropoden auf. Der Eileiter bildet sich zum Uterus um, indem er sehr voluminös wird, wie dies z. B. bei Paludina der Fall ist. Ausser dieser kennt man noch andere vivipare Schnecken (Clausilia, Pupa u. a.). Unter den Arthropoden bezw. Arachnoiden wissen wir von den Skorpionen, dass sich ihre Eier in den Ovarialröhren oder in Ausstülpungen derselben entwickeln; einzelne vivipare Formen trifft man unter den Milben und Myriopoden an; etwas zahlreicher sind sie unter den Insecten (Aphiden, einzelne Dipteren und Coleopteren). Von grösserem Interesse sind die Verhältnisse bei Peripatus, dessen einzelne Arten sich in so fern verschieden verhalten, als einige sehr dotterreiche Eier besitzen, die sich in Folge dessen unabhängig von anderen Hilfsmitteln entwickeln, während bei anderen die weniger dotterreichen Eier bei der Entwicklung noch eines im Uterus enthaltenen Nährmaterials bedürfen und die dotterärmsten Embryonen endlich durch Placenta und Nabelstrang mit der Uteruswand in Verbindung treten (Fig. 422 und 430 Spec. Theil I. Aufl. p. 684 und 690).

Unter den Fischen und Amphibien finden sich, abgesehen von den noch zu erwähnenden Selachiern, nur einzelne Arten, deren Eier im Leitungsapparat zur Entwicklung kommen, und zwar sind unter Umständen ganz nahe verwandte Arten, die zu einer und derselben Familie gehören können, lebendig gebärend oder ovipar (Cyprinodonten, Zoarces, Salamandra, Siphonops). Von

den Selachiern ist eine grössere Zahl vivipar; andere legen die schon früher besprochenen, mit fester Hülle umgebenen Eier ab (Fig. 145 p. 282). Bei den viviparen Selachiern kann sich eine Beziehung des Embryos zum mütterlichen Körper dadurch herausbilden, dass sich die Eier der Uteruswand dicht anlegen und Falten ihrer Oberfläche in Vertiefungen der letzteren eingreifen. Von dem langgestielten Dottersack erhebt sich eine Menge gefässführender Zotten, welche in die ebenfalls sehr gefässreiche Uteruswand eindringen (Mustelus, Carcharias); so kommt die „Dottersackplacenta“ zu Stande.

Die Verbindung des Embryos mit der Mutter und damit die Brutpflege überhaupt, erreicht den höchsten Grad ihrer Vollkommenheit bei den Säugethieren; zwar verhalten sich die niedersten derselben (Monotremen) noch ähnlich wie einige Reptilien (Anguis, Pelias u. A.), welche Eier ablegen, aus denen sehr bald oder sofort nach der Ablage der Embryo ausschlüpft. Ornithorhynchus legt thatsächlich Eier ab, welche denen der Reptilien nicht unähnlich und mit einer weichen Schalenhaut versehen sind, die Kalksalze enthält; bei Echidna werden die Eier sofort in den ventralen Brutbeutel gebracht, um sich hier weiter zu entwickeln. In einen solchen Beutel gelangen auch die noch auf sehr früher Entwicklungsstufe stehenden neugeborenen Jungen der Marsupialier, um hier durch das Secret der Milchdrüsen ernährt zu werden. In Folge dieser Einrichtung erfolgt bei den Monotremen und Marsupialiern keine so enge Verbindung zwischen Embryo und Uteruswand, es wird noch keine oder nur erst eine ziemlich unvollkommene Placenta gebildet (Aplacentalia), während diese bei den übrigen Säugethieren (Placentalia) vorhanden und hoch entwickelt ist. Sie entsteht nach der Ausbildung der Embryonalhäute von diesen bezw. der sich unter ihnen ausbreitenden Allantois aus, indem reich mit Blutgefässen versehene Zotten in die Uterusschleimhaut sich einsenken, wodurch eine feste Verbindung des Foetus mit der Mutter herbeigeführt und eine vorzügliche Ernährung des ersteren ermöglicht wird. Die Zahl der gleichzeitig im Uterus befindlichen Embryonen ist bei den einzelnen Säugethieren verschieden und kann von einem oder wenigen Embryonen bis zu zwanzig und mehr schwanken (Nagethiere, Schwein); ebenso ist die Zeit des Verbleibens im Uterus eine differente; bei einigen beträgt sie nur wenige Wochen (bei der Maus z. B. 21 Tage), bei anderen mehrere Monate, beim Elephanten sogar 1¾ Jahr. Je nachdem die Jungen bei der Geburt noch in der Entwicklung zurück oder schon weiter ausgebildet sind, bedürfen sie noch mehr oder weniger der mütterlichen Pflege, welche ihnen durch Säugen, Bedecken mit dem Körper, Herstellen eines schützenden Nestes u. s. f. gewährt wird.

II. Eibildung.

Die verschiedenen Arten der Eibildung.

Die Bildung der Eier erfolgt auf sehr verschiedene Weise. Je nachdem sie im ganzen Körper vertheilt oder nur in einem beschränkten Theil desselben und in einem bestimmten Organ (Gonade, Ovarium) entstehen, kann man zwischen einer diffusen und einer localisirten Eibildung unterscheiden. In beiden Fällen kann wieder ein Unterschied in so fern vorhanden sein, als sich die junge Eizelle zum fertigen Ei entwickelt, ohne die directe Hilfe anderer Zellen dabei in Anspruch zu nehmen, welchen Vorgang man als solitäre Eibildung bezeichnet, oder aber es sind besondere Hilfszellen für die Ausbildung des Eis nöthig, so dass man dann von einer alimentären Eibildung sprechen kann. Bei dieser letzteren ist wieder zu unterscheiden, ob die Hilfszellen das ganze Ei (in einer mehr oder weniger regelmässigen Schicht) umgeben oder aber dem Ei nur (einzeln bezw. zu mehreren und dann zu einer Gruppe vereinigt als sog. Nährzellen) anliegen; im ersteren Fall handelt es sich um eine follikuläre Eibildung, während man das letztere Verhalten als nutrimentäre Eibildung bezeichnen kann.

Man hat bei der Eibildung drei Perioden unterschieden, nämlich eine, während welcher die das Ei liefernden Keimzellen noch in Theilung begriffen sind, eine zweite oder Wachsthumsperiode, in welcher das Ei seine endgültige Ausbildung erfährt, und schliesslich die Reifungsperiode, die hauptsächlich in der Abschnürung der Richtungskörper besteht. Die letztere wird in einem besonderen Capitel behandelt werden; wir haben also hier nur mit den beiden ersten und im Wesentlichen mit der zweiten Periode zu thun, in welcher sich eine Keimzelle von den übrigen sondert und in Folge eines stärkeren Wachsthums, sowie der Structuränderungen an Kern und Ooplasma als Eizelle sich auszeichnet.

Was den Begriff der Eizelle betrifft, so muss gleich hier bei Beginn der Behandlung der Eibildung hervorgehoben werden, dass er für recht verschiedenartige Stadien der Oogenese verwendet wird. Wenn man das mit Keimbläschen versehene Ei als Eizelle oder schlechthin als Ei bezeichnet, wie dies gewöhnlich zu geschehen pflegt, und wie wir es bei Besprechung der Morphologie des Eis mehrfach thun mussten, so lässt sich der gleiche Ausdruck correcter Weise nicht für das gereifte Ei nach Abgabe der Richtungskörper verwenden. In Folge dessen hat man die früheren Stadien der Oogenese während der Theilungsperiode als Oogonien bezeichnet; diese wachsen dann zu den Oocyten heran. Die Oocyte I. Ordnung theilt sich während der Reifungsperiode in die Oocyte II. Ordnung und den 1. Richtungskörper; die letzte Theilung liefert den 2. Richtungskörper und die gereifte Eizelle, das befruchtungsfähige Ei. Für dieses würde richtiger Weise die Bezeichnung Ei und Eizelle allein anzuwenden sein, wenn man sie überhaupt für ein bestimmtes Stadium festhalten und sie nicht gewissermassen als Sammelbegriff für die verschiedenen, vorstehend characterisirten Generationen der weiblichen Geschlechtszellen verwenden will. Das Ei ist diejenige Zelle, die sich bei der Befruchtung mit der gleichwerthigen männlichen Zelle, dem Spermatozoon vereinigt und von welcher nach geschehener Befruchtung oder auch

ohne dieselbe die Entwicklung ausgeht. Die oben gebrauchten Ausdrücke sind denen aus der Spermatogenese: Spermatogonien, Spermatocyten I. und II. Ordnung, nachgebildet. Durch Theilung der Spermatocyten II. Ordnung entstehen die Spermatiden, welche sich direct zu den Spermatozoen umbilden. Man würde am besten die heranwachsenden weiblichen Geschlechtszellen nur Oocyten nennen und entsprechend der Bezeichnung Spermatide eine andere: Oide für die gereifte Zelle bilden, welche die Richtungskörper abgegeben hat. Das Bedürfniss für eine derartige Unterscheidung ist zwar zweifellos vorhanden, hat sich aber in so fern nicht so dringend erwiesen, als die „Eizelle“ ihren ganzen Character (Form, Grösse und Structur), den sie schon lange vor Vollzug der Reifungstheilungen besass, auch nach denselben (abgesehen von der Kernstructur) ziemlich unverändert beibehält, was bei den männlichen Keimzellen nicht der Fall ist. Als Unterschied zwischen Ei- und Samenzellen kommt in dieser Hinsicht noch hinzu, dass sich die Reifungstheilungen der letzteren zumeist schon im Hoden vollziehen, während diejenigen der weiblichen Geschlechtszellen im Leitungsapparat oder sehr oft auch erst nach Ablage der Eier vor sich gehen, so dass die Oocyten also schon früh eine grosse Selbstständigkeit gewinnen. Jedenfalls bewahrt im weiblichen Geschlecht eine der vier in Folge der Reifungstheilungen entstehenden Zellen sehr entschieden ihren früheren Character als „Eizelle“, was ihr eben dauernd diese Bezeichnung verliehen hat. Es wird nicht nur im Allgemeinen etwas schwierig sein, sondern erwies sich auch bei unseren Ausführungen über die Eibildung und Eireifung bezw. Befruchtung vorläufig nicht als praktisch, von dem bestehenden Usus ganz abzugehen, obwohl, wie gesagt, als Eizelle möglichst nur diejenige nach vollzogener Reifung angesprochen werden sollte. Zur Zeit gebraucht man thatsächlich die Bezeichnungen Ei und Eizelle als Sammelbegriff für die verschiedenen, oben characterisirten Zellgenerationen, und wir konnten es nicht ganz umgehen, sie in ähnlicher Weise zu verwenden.

Wir werden die Eibildung nach den oben angedeuteten Gesichtspunkten behandeln, d. h. zunächst diejenigen Formen derselben betrachten, in welchen sie sich noch als eine diffuse zeigt oder die Localisirung erst beginnt bezw. die Gonaden noch auf einer unvollkommenen Ausbildungsstufe stehen bleiben, worauf wir bei den Thieren mit diffuser und localisirter Eibildung, naturgemäss aber besonders bei den letzteren, da sie die bei Weitem grössere Mehrzahl ausmachen, die verschiedenen Formen der solitären und alimentären Eibildung zu betrachten haben.

1. Diffuse und localisirte Eibildung.

a. Die Eibildung der Poriferen.

Als eine besonders ursprüngliche Form der Eibildung tritt uns diejenige der Poriferen entgegen, indem bei ihnen die Eier durch den ganzen Körper vertheilt ihren Ursprung nehmen können. Sie finden sich in der mittleren Schicht; die jungen Oocyten zeigen eine unregelmässige Gestalt, da sie amöboid beweglich sind (Fig. 151). Derartig geformte Zellen kommen bekanntlich auch sonst noch im Parenchym des Schwammkörpers vor, und da sich die jüngsten Oocyten bezw. Oogonien von diesen nicht unterscheiden, so zögerten die verschiedenen Forscher nicht, die Eier durch Umwandlung der Parenchymzellen entstehen zu lassen (F. E. Schulze, Dendy, Götte u. A.). Wir werden auf diesen Punkt, nämlich die Beziehung der Keimzellen zu den Körperzellen, bei anderer Gelegenheit zurückkommen.

Die diffuse Vertheilung der Eier im Körper kommt übrigens nicht allen Schwämmen ohne Ausnahme zu, sondern auch bei ihnen kann schon eine gewisse Localisirung eintreten, so z. B. finden sich bei Plakina monolopha die Geschlechtsproducte des zwittrigen Schwammes nur in einer bestimmten Region des Körpers, nämlich in der oberen Platte desselben dicht am Haupthohlraum. Bei anderen Spongien, so bei Aplysilla violacea, ordnen sich die Oocyten gruppenweise zusammen: bei Euspongia liegen sie zu Gruppen von 10 bis 30 vereinigt in der Nähe der grösseren Ausströmungscanäle

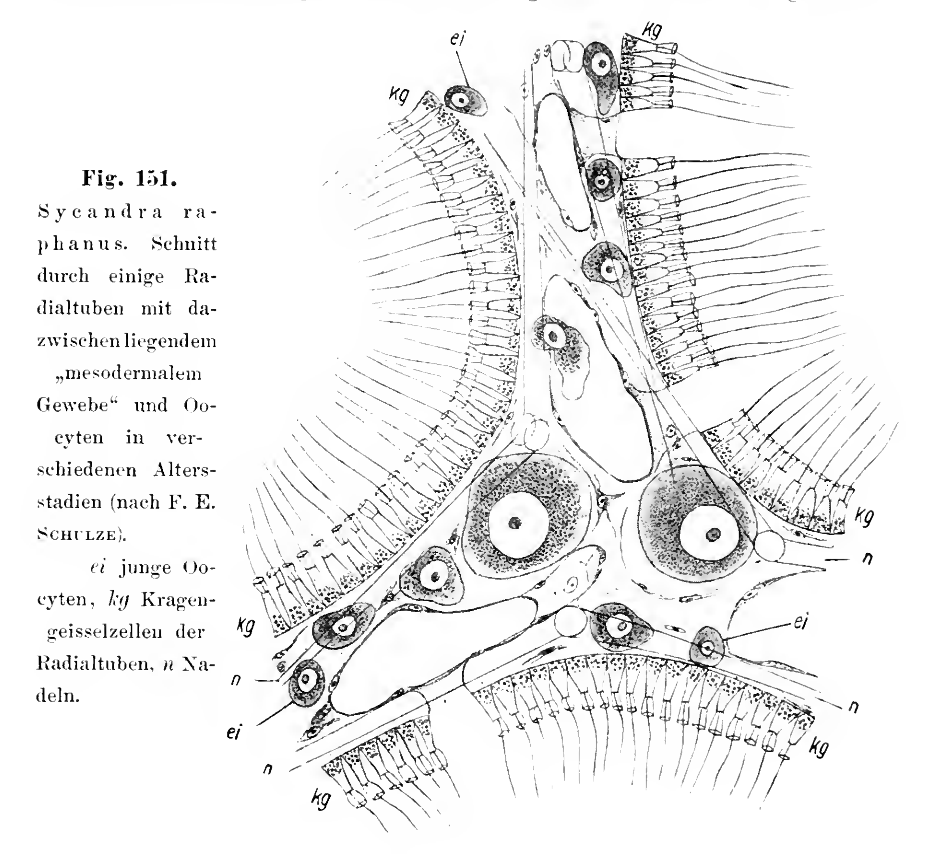


Fig. 151. Sycandra raphanus. Schnitt durch einige Radialtuben mit dazwischenliegendem „mesodermalem Gewebe“ und Oocyten in verschiedenen Altersstadien (nach F. E. Schulze).

ei junge Oocyten, *kg* Kragengeisselzellen der Radialtuben, *n* Nadeln.

im gallertigen Bindgewebsstroma eingebettet. In dieser Beschränkung der Eibildung auf bestimmte, freilich noch unvollkommen abgegrenzte Körperregionen sehen wir mit F. E. Schulze eine höhere Entwicklungsstufe gegenüber der Verbreitung der Eier im ganzen Körper, die Andeutung zur Entstehung einer allerdings noch höchst primitiven Form von Ovarien.

Den Oocyten der Spongien kommt offenbar eine active Beweglichkeit zu: sie wandern im Gallertgewebe des Schwammes, und es ist angegeben worden (Carter, Dendy 1893), dass sie nach erlangter Ausbildung durch das Epithel der einführenden Canäle dringen, um frei in deren Lumen hinein zu hängen, nur durch einen kurzen Stiel mit der Canalwand verbunden. In dieser Lage soll die Befruchtung durch die mit dem Wasser eingedrungenen Spermatozoen erfolgen, worauf das Ei wieder zurück

wandert, um seine endgültige Lage an einer geeigneten Stelle, etwa in der Nähe einer Geisselkammer, einzunehmen. Vorher rundet sich das Ei ab und kann sich mit einem aus Parenchymzellen gebildeten Follikel umgeben (Fig. 171, p. 314). Da dieser letztere schon lange, bevor das Ei ausgewachsen ist, vorhanden sein kann, so darf die obige Auffassung vom Auswandern des Eis zum Zweck der Befruchtung nicht für alle Schwämme verallgemeinert werden, wie es geschehen ist.

b. Die Eibildung bei den Cölenteraten. — Wanderung der Keimzellen.

An die diffuse Eibildung der Poriferen erinnert bis zu einem gewissen Grade diejenige der **Hydroidpolypen**. Auch bei ihnen sieht man die Keimzellen an sehr verschiedenen Stellen des Körpers, in der Medusen- oder Gonophorenknospe, in deren Stiel oder sogar in einzelnen Zweigen des Stockes zwischen

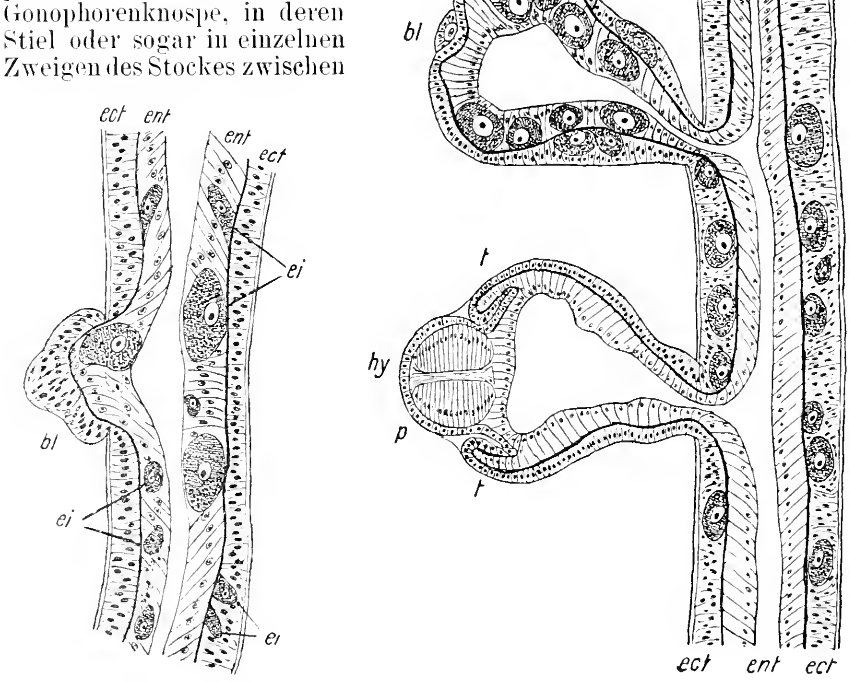


Fig. 152. Fig. 153.

Fig. 152. Stück eines Seitenhydranthen mit junger Blastostylknospe (*bl*) von Eudendrium racemosum, mit einigen Oocyten (*ei*) im Ectoderm (*ect*) und mehreren kleineren und grösseren Oocyten im Entoderm (*ent*) (nach WEISMANN).

Fig. 153. Stiel eines Seitenhydranthen mit einer Blastostyl- (*bl*) und einer Hydranthenknospe (*hy*) von Eudendrium racemosum. Zahlreiche Keimzellen von verschiedener Grösse im Ectoderm (*ect*) des Stieles und im Entoderm (*ent*) des Blastostyls: im Ectoderm des letzteren ausserdem einige im Zerfall begriffene und als Nährzellen dienende Oocyten (*ei*); *p* Proboscis, *t* Tentakel des Hydranthen (nach WEISMANN).

den Körperzellen, entstehen. Sie verbleiben jedoch nicht an ihrer Ursprungsstelle, sondern wandern von dieser hinweg zu einer „Reifungsstätte" (WEISMANN 1880—1883, VARENNE 1882), weshalb sie, wie die Eier der Spongien, nackt und amöboid sind (Fig. 152—155). Es scheint jedoch, als ob dieses Verhalten nicht als ein ursprüngliches und in so fern

ganz anders als bei den Schwämmen anzusehen sei. Man darf annehmen, dass die Eier früher an einer bestimmten Keimstätte, nämlich in der Meduse, und, wie es scheint, in deren Manubrium (Narco- und Anthomedusen), entstanden, und dass erst mit dem Sessilwerden der Medusen und deren fortschreitender Rückbildung die Keimstätte eine Verlagerung in den Stock hinein erfuhr. WEISMANN, der diesen Vorgängen eine sehr eingehende Untersuchung widmete, erklärt die Verlagerung aus Gründen der Beschleunigung der Geschlechtsreife, denn wenn die Keimzellen an irgend einer Stelle des Stockes entstehen, können sie schon früher auftreten, ehe die Meduse bezw. deren Manubrium angelegt wird, und brauchen dann nur bis zur Medusenknospe hin und in diese einzuwandern; die Reifungsstätte wird nämlich beibehalten, und die Keimzellen begeben sich jedenfalls

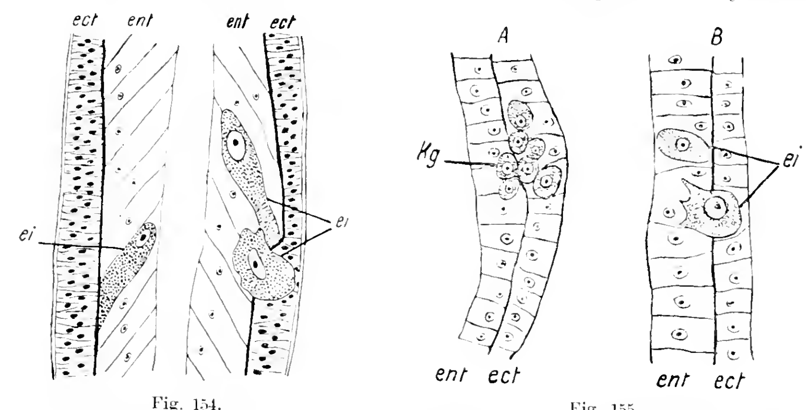


Fig. 154. Fig. 155.

Fig. 154. Stück vom Stiel eines Seitenhydranthen ohne Blastostylknospe von Eudendrium racemosum. Einwanderung der Keimzellen (Oocyten) (*ei*) aus dem Ectoderm (*ect*) in das Entoderm (nach WEISMANN).

Fig. 155. *A* Theil eines Längsschnittes vom Gonophorenstiel einer Tubularia mesembryanthemum (nach A. BRAUER).

Keimzellen (*kg*) an derselben Stelle der Stützlamelle im Ectoderm (*ect*) und Entoderm (*ent*).

B Theil eines Längsschnittes durch den Stiel eines Haupthydranthen von Eudendrium racemosum (nach O. SEELIGER).

Einwanderung der Oocyten (*ei*) aus dem Ectoderm durch die Stützlamelle in das Entoderm.

zu ihr hin. Sie besitzen die Fähigkeit, bei diesen oft recht weiten und umständlichen Wanderungen das bestimmte Ziel, d. h. die ursprüngliche Lagerstätte im Ectoderm der Brutknospe (Manubrium des Gonophors), aufzufinden (Fig. 152 u. 153).

Die Wanderung erfolgt theils im Ectoderm, theils im Entoderm, wie man überhaupt die Genitalproducte der Hydroiden in beiden Keimblättern findet (Fig. 152 u. 153) und demnach auch für verschiedene Arten eine Entstehung aus einem oder dem anderen Keimblatt angenommen hat bezw. noch annimmt; hat man doch sogar behauptet, dass bei ein und derselben Art die weiblichen Keimzellen aus dem Entoderm, die männlichen aus dem Ectoderm herstammen. Thatsache ist jedenfalls, dass Eier und Spermatozoen in beiden Keimblättern anzutreffen sind, und zwar bei derselben Species, sogar bei demselben Individuum.

M. BUNTING (1894) vertritt nach den WEISMANN'schen Untersuchungen wieder die Ansicht, dass bei Hydractinia und Podocoryne die weib-

lichen Keimzellen im Entoderm entstehen, da sie deren Ursprung im Ectoderm nicht feststellen konnte, wozu allerdings zu bemerken ist, dass nach einer früheren Untersuchung von Ishikawa (1888) bei Podocoryne carnea die Eier im Ectoderm entstehen und in das Entoderm einwandern. Die männlichen Geschlechtszellen entstammen nach M. Bunting bei den genannten beiden Hydroidpolypen dem Ectoderm.

Wie bereits erwähnt wurde, sieht Weismann das Ectoderm als die ursprüngliche Lagerstätte der Keimzellen an, und zwar dasjenige des Manubriums; wo sie sich an anderer Stelle im Körper finden, sind sie secundär verlagert und müssen an die ursprüngliche Stätte hinwandern. Diese Wanderungen sind nun oftmals recht verwickelter Natur, so z. B. bei Eudendrium racemosum, bei welchem Polypen die Keimstätte im Ectoderm des Stammespolypen liegt; von ihr aus wandern die Oocyten im Ectoderm bis in den Seitenast, wo sie die Stützlamelle durchbrechen und in das Entoderm übertreten, um in diesem ihre Wanderung fortzusetzen; so gelangen sie schliesslich in den Seitenpolypen II. Ordnung (Blastostyl) und treten von hier aus in die Brutsäcke, woselbst sie dann erst wieder, die Stützlamelle abermals durchbrechend, in das Ectoderm zurückkehren (Fig. 152—153).

Dieser bemerkenswerthe Vorgang einer activen Wanderung einzelner Zellen im Organismus mit bestimmt vorgeschriebenem Ziel ist wiederholt beobachtet worden, und wir verweisen ausser der von Weismann, sowie auch von Varenne gegebenen Darstellung noch auf diejenige von Brauer (1891) und Seeliger (1894), besonders im Hinblick auf den Uebertritt der Keimzellen von einem Keimblatt in das andere (Fig. 155 *A* und *B*).

Bei anderen Hydroidpolypen sind die Wanderungen der Keimzellen weniger ausgedehnte, und zwar dann, wenn die Keimstätte in geringerem Maasse zurück verlagert wurde; je stärker die Rückbildung der Medusen, desto beträchtlicher die Rückwärtsverschiebung der Keimstätte und um so weiter die Wanderung der Keimzellen. In Wirklichkeit hat man also bei einer ganzen Anzahl von Hydroidpolypen eine Art diffuser Eibildung vor sich, bei welcher die Keimzellen, wenn sie als solche kenntlich werden, mitten zwischen somatischen Zellen liegen, wobei jedoch in Folge der besprochenen secundären Verlagerung der Keimzellen ein Unterschied derselben von den umgebenden somatischen Zellen angenommen werden darf und in diesem Fall also weit augenscheinlicher als bei den Spongien hervortritt.

Bei vielen Hydroidpolypen entstehen die Eier thatsächlich an bestimmten Stellen im ectodermalen Epithel, z. B. am Manubrium oder, wie bei den Leptomedusen, an der inneren Schirmwand unter den Radiärcanälen, welches letztere Verhalten nach Weismann ebenfalls bereits als eine, jedoch nur geringe Verschiebung der Keimstätte anzusehen sein würde. Die Verlagerung der Keimzellen aus einem in das andere Keimblatt ist auch dann noch vorhanden; so entstehen nach Hartlaub (1884) bei Obelia die Keimzellen an der Basis des Manubriums im Ectoderm und wandern alsbald in das Entoderm, woselbst sie unter besseren Ernährungsverhältnissen, wie man annehmen darf, längere Zeit verweilen und allmälig heranwachsen. Ein Theil der Eier erlangt hier seine völlige Ausbildung, ein anderer durchbricht jedoch schon frühzeitig wieder die Stützlamelle, um sich in das Ectoderm zurück zu begeben.

Es muss hier erwähnt werden, dass man bei den Siphonophoren die Keimzellen im Entoderm antrifft; da aber auch bei ihnen eine

Auswanderung derselben in das Ectoderm des erst in Ausbildung begriffenen Manubriums (durch WEISMANN bei Forskalia und Agalma) beobachtet wurde, so wird man WEISMANN's Vermuthung, dass bei den Siphonophoren ähnliche Verhältnisse wie bei den Hydroiden vorliegen, für berechtigt ansehen, und dies um so mehr, als die Beobachtung über das Auswandern der Keimzellen aus dem Entoderm von CHUN (1891—1897) an Stephanophyes und den Eudoxien der Monophyiden, sowie von BROOKS und CONKLIN (1891) an einer zu den Auronecten gehörigen Siphonophore bestätigt wurde.

Wenn die Eier, wie schon erwähnt, an bestimmten Stellen entstehen, so geschieht dies durch Vermehrung der Zellen der ectodermalen Epithelial- oder Subepithelialschicht; auf diese Weise bilden sich z. B. bei Hydra die Ovarien ungefähr in der Mitte des Körpers (vgl. die betr. Fig. von Hydra im Cap. V, Spermatogenese). Bei den Narco- und Anthomedusen entstehen die Eier an der Wand des Mundstiels und bei den Lepto- und Tracho-

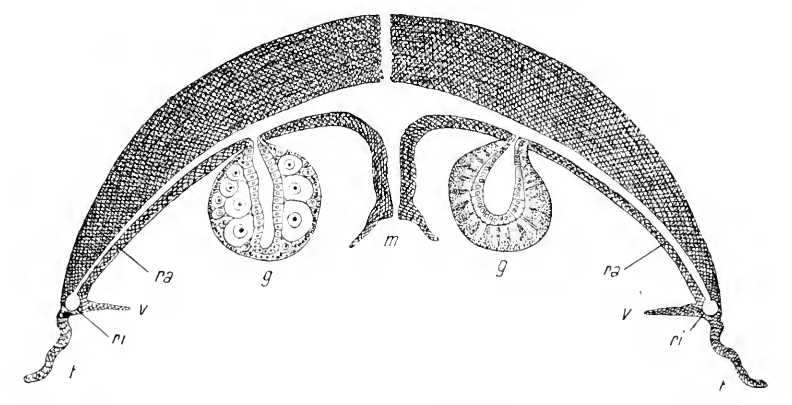


Fig. 156. Verticaler Schnitt einer craspedoten Meduse, die linke Hälfte weiblich, die rechte Hälfte männlich (schematisirt).

g Gonaden, *m* Manubrium mit dem Mund, *ra* Rediärcanal, *ri* Ringcanal, *t* Tentakel, *v* Velum.

medusen unter den Radiärcanälen, an welchen Stellen es dann durch dichte Zusammenhäufung der Keimzellen, sowie der jüngeren und älteren Oocyten zur Bildung einer mehr oder weniger umfangreichen Gonade kommt (Fig. 156). Diese liegt als eine starke Wulstung der Magenwand direct an oder wird in entsprechender Weise unter den Radiärcanälen gefunden, womit sich gleichzeitig eine sehr regelmässige Vertheilung an der Subumbrella in Form von vier Taschen oder bandförmigen Streifen ergibt, die längs des Radiärcanals unter ihm verlaufen. In Folge der hier stattfindenden Zellenwucherung buchtet sich das Genitalsäckchen oder Genitalband stark vor und hängt in die Schirmhöhle herab. Ihm folgt der Radiärcanal oder eine Ausbuchtung desselben, so dass die enge Beziehung des Ovariums zum Gastrovascular-Apparat erhalten bleibt (Fig. 156). Auch wenn eine Faltung der Ectodermlamelle erfolgt, wie dies vielfach in beträchtlichem Maasse stattfindet, nimmt die entodermale Epithelschicht daran Theil, was jedenfalls dadurch zu erklären ist, dass die wachsenden und heranreifenden Keimzellen in möglichster Nähe des Gastrovascular-Apparats eine bessere Ernährung finden.

In der Art und Weise, wie die Keimzellen der Hydromedusen aus dem Ectoderm oder die der Scyphozoen aus dem Entoderm hervorgehen, könnte man jedenfalls eine echt epitheliale Entstehung derselben erkennen, wie dies auch thatsächlich von Seiten der verschiedenen Autoren geschehen ist. Geht man jedoch bis auf die jüngsten Keimzellen und ihre Beziehungen zu der Epithelschicht zurück, so vermag man sich aus den gegebenen Darstellungen von einer thatsächlichen Umwandlung der Epithelzellen in Keimzellen nicht recht zu überzeugen, und in der grösseren Mehrzahl der Fälle bleibt zum Mindesten die Vermuthung bestehen, dass auch noch in den jüngsten Stadien die Keimzellen als solche gesondert von den Epithelzellen und zwischen sie eingelagert vorhanden sein könnten. Dieser nach einer Reihe von Beobachtungen über die gesonderte Entstehung der Keimzellen sehr nahe liegenden Vermuthung gibt übrigens Maas (1897) bei seiner Schilderung der entodermalen Entstehung der

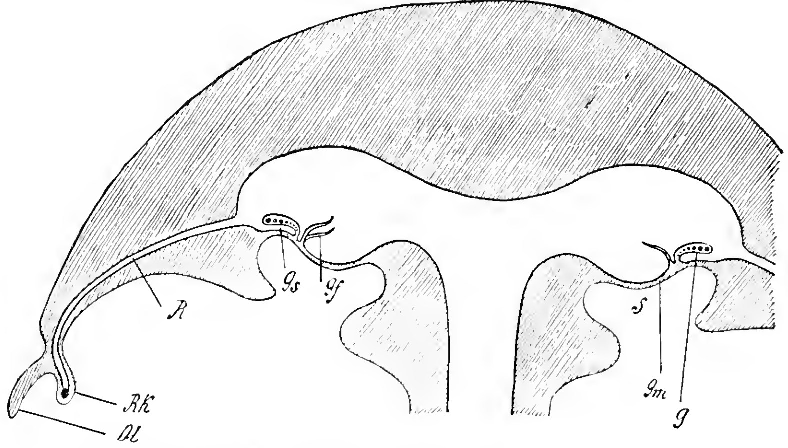


Fig. 157. Verticaler Schnitt einer Scyphomeduse (schematisirt).
g Genitalband, *gf* Gastralfilamente, *gm* Gastrogenitalmembran, *gs* Genitalsinus, *ol* Ocellarlappen, *R* Radiärgefäss, *Rk* Randkörper, *S* Subgenitalsinus.

Keimzellen bei den Scyphomedusen directen Ausdruck, indem er auf das Fehlen wirklicher Uebergangsstadien zwischen Epithel- und Keimzellen ausdrücklich hinweist.

Während bei den Hydrozoen (Hydromedusen und Siphonophoren) die Genitalproducte aus dem Ectoderm entstehen, nehmen sie bei den Scyphozoen (Scyphomedusen und Anthozoen) aus dem Entoderm ihren Ursprung, wie man nach einer ganzen Anzahl eingehender und genauer Untersuchungen als sicher festgestellt annehmen darf. In beiden Fällen entstehen die Eier in der Epithelschicht, so dass man auch hier eine sogen. epitheliale Eibildung vor sich hat.

Bei den **Scyphomedusen** ist die Bildung der Geschlechtsproducte streng localisirt; durch Verdickung bezw. Abfaltung der subumbrellaren Entodermlamelle entsteht das sogen. Genitalband (Fig. 157), welches man als Ovarium ansprechen kann. Aus dem Epithel dieser Falte gehen im weiteren oder beschränkteren Bezirk die jungen Oocyten hervor, so dass man diesen Theil des Entodermblatts als Keimepithel bezeichnet (Fig. 158). Man sieht speciell in dem hier gewählten Beispiel von Aurelia, dass die Keimzellen in einer grösseren Ausdehnung am unteren Blatt gefunden werden, indem allenthalben von

der Basis der Falte weiter entfernt zwischen den grossen Oocyten kleinere sich finden. Die grösser werdenden Oocyten rücken aus dem Epithel in den zwischen beiden Blättern der Genitalfalte befindlichen Raum, um hier ihre weitere Ausbildung durchzumachen (Fig. 158), bis sie, die untere Lamelle durchbrechend, in den sogen. Genitalsinus

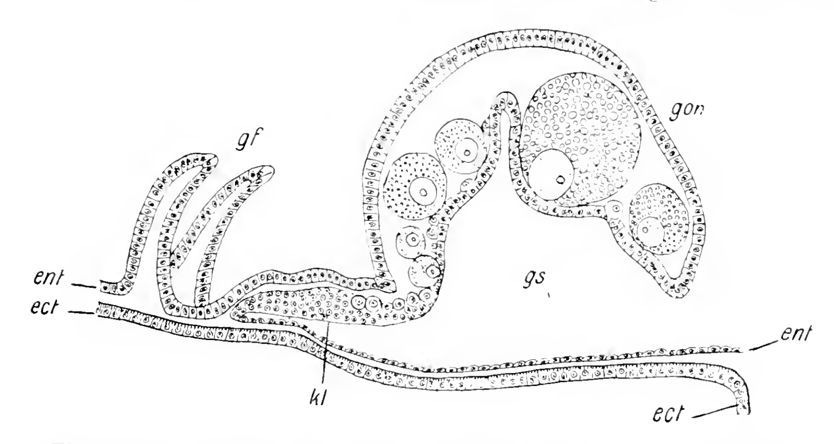


Fig. 158. Schnitt einer weiblichen Gonade von Aurelia aurita (nach Claus). *ect* Ectoderm der Subumbrella, *ent* Entoderm, *gf* Gastralfilamente, *gon* Gonade (Ovarium), *gs* Genitalsinus, *kl* Keimlager.

(Fig. 157 u. 158 *gs*), einen durch die Genitalfalte nur unvollkommen von der Gastralhöhle getrennten Theil der letzteren und schliesslich in diese selbst gelangen, von wo sie durch die Mundöffnung nach aussen gebracht werden.

Zwischen die beiden Entodermlamellen, welche die heranwachsenden Eier umschliessen, kann sich eine Gallertmasse einschieben, so bei Periphylla und Atolla (nach O. Maas 1897). Bei der letztgenannten Meduse kommt in so fern ein auffallendes Bild zu Stande, als das Ei von zwei Schichten umgeben ist, nämlich einer inneren, vacuolisirten und einer äusseren faserigen, und kernhaltigen Gallertschicht.

Wie bei den Scyphomedusen entstehen auch bei den **Anthozoen** die Eier in einer so weit vom Ectoderm entfernten Entodermlamelle, dass auch bei ihnen über den entodermalen Ursprung der Keimzellen kein Zweifel sein kann. An den Septen, und zwar an demjenigen Theil derselben, welcher nach innen von dem starken Längsmuskel liegt, entstehen in Folge einer epithelialen Wucherung die Gonaden (Fig. 159 u. 162). Nach den eingehenden Beobachtungen von O. und R. Hertwig an Actinien werden die jüngsten Oocyten als recht kleine Zellen von rund-

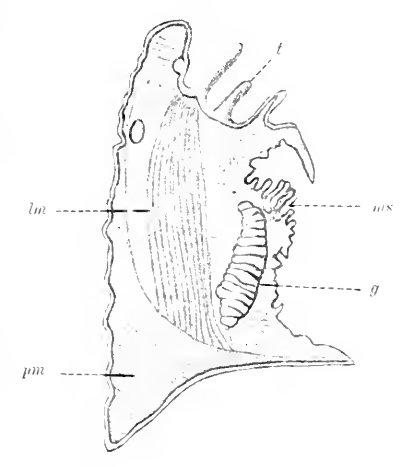


Fig. 159. Die Hälfte des idealen Längsdurchschnittes einer Actinie (Tealia crassicornis) mit Flächendarstellung des Septums (nach O. und R. Hertwig).

g Gonade (Hoden), *lm* Längsmuskel, *pm* Parietalmuskel, *ms* Mesenterialfilamente, *t* Tentakel.

licher Form zwischen den hohen Epithelzellen angetroffen (Fig. 160 *A* u. *B*). Sie grenzen unmittelbar an die Stützlamelle und drängen die Basen der Epithelzellen aus einander, wobei sie in Folge ihrer Grössenzunahme zum Theil über die untere Grenzlinie der Epithellage vorragen (Fig. 160 *C*). Uebrigens können bei manchen Actinien die Oocyten auch später noch durch eine Art kegelförmigen Aufsatzes, der sich wie ein Stiel zwischen die Epithelzellen eindrängt

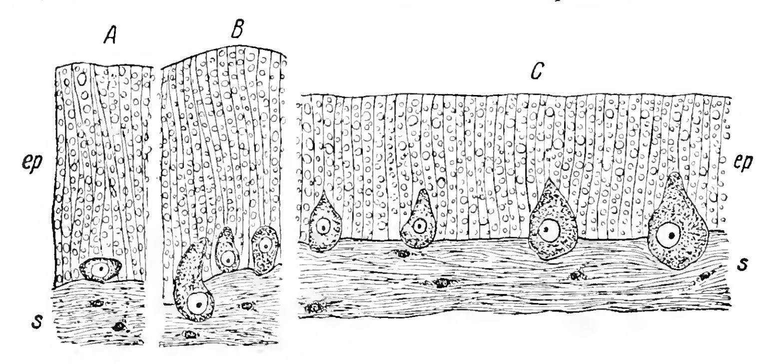
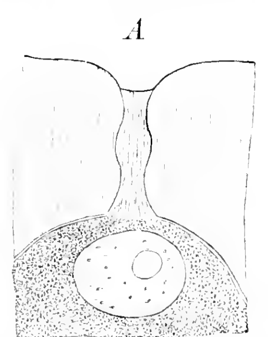


Fig. 160 *A*—*C*. Entodermales Epithel der Septen von Sagartia parasitica mit jungen Oocyten (nach O. u. R. Hertwig).
ep Epithel, *s* Stützlamelle.

und bis an die Oberfläche des Epithels reicht, mit diesem verbunden bleiben (Fig. 161 *A*). Es scheint, dass diesem Stiel eine ernährende Function zukommt, wofür jedenfalls auch die streifige Structur seines Protoplasmas spricht. Mittelst dieses Fortsatzes fügt sich die Oocyte auch noch dann in die Continuität der Epithellage ein,



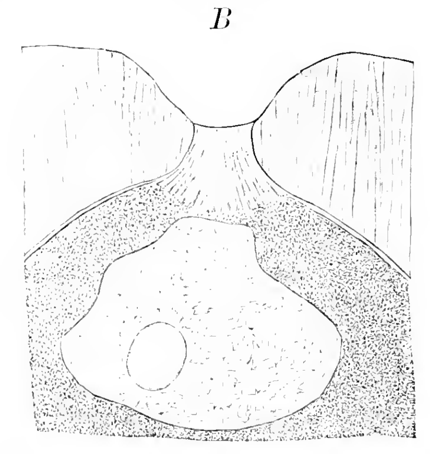


Fig. 161 *A* u. *B*. Querschnitte durch Septen von Sagartia parasitica mit einer jüngeren und älteren Oocyte, von denen nur der im ersteren Falle (*A*) längere, im letzteren Falle (*B*) kürzere Stiel mit der anliegenden Parthie des Eikörpers und dem Keimbläschen dargestellt ist (nach O. und R. Hertwig).

wenn sie dieser im Uebrigen durch ihren bedeutenden Umfang schon entwachsen ist (Fig. 160 *B*). O. und R. Hertwig fassten dieses Verhalten als einen weiteren Hinweis auf die epitheliale Natur und Entstehung der Keimzellen auf.

Mit der fortschreitenden Grössenzunahme und bei manchen Anthozoen offenbar auch schon früher treten die Oocyten aus dem Entoderm

aus (Fig. 160 *A—C*), und werden nun in dem sogen. Mesoderm, d. h. in dem gallertigen Gewebe der Stützlamelle, zwischen den beiden Entodermlamellen gefunden (Fig. 162); durch ihre dichte Aneinanderlagerung entsteht am Septum die oben erwähnte bandförmige Verdickung (Gonade) zwischen dem Muskel und dem Mesenterialfilament, welche auch im männlichen Geschlecht entsprechende Bildung zeigt (Fig. 159 *g*).

Bei den **Ctenophoren** hat CHUN (1880 und 1892) die Keimzellen ebenfalls auf das Entoderm zurückgeführt, und zwar nehmen sie nach seiner Darstellung im Entoderm der Meridionalgefässe ihren Ursprung. Eine Wanderung der Keimzellen, wie sie bei den Hydroiden stattfindet, dürfte nach CHUN's ausdrücklicher Angabe ausgeschlossen sein. Somit lassen sich CHUN's Beobachtungen schwer mit denjenigen R. HERTWIG's vereinigen (1880), wonach die Keimzellen bei Ctenophoren aus den vom Ectoderm sich einsenkenden Genitalsäckchen entstehen sollten. Für die letztere Annahme, d. h. einen ectodermalen Ursprung, trat auch SAMASSA (1893) ein. Obwohl er die wirkliche Entstehung aus dem Epithel der Genitalsäckchen nicht feststellen konnte, fand er CHUN's Angaben von dem entodermalen Ursprung der Keimzellen nicht beweisend. Man wird also die entodermale Natur der Keimzellen bei den Ctenophoren einstweilen nur als eine, freilich recht wahrscheinliche Annahme bezeichnen dürfen.

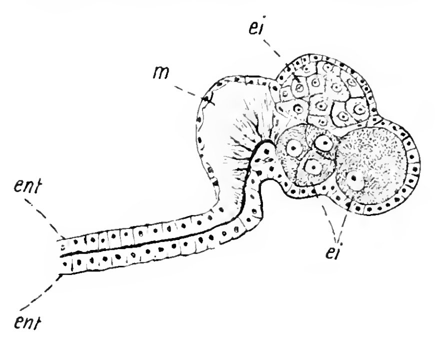


Fig. 162. Querschnitt eines Septums mit jüngeren und älteren Eiern (von Alcyonium digitatum, nach HICKSON).
ent Entodermlamellen, *ei* Eizellen, *m* Muskel.

Diese Annahme findet ihre Bestätigung durch eine soeben erschienene Arbeit von A. GARBE (Zeitschr. f. wiss. Zool. 69. Bd. 1901), worin sehr entschieden die entodermale Entstehung der Geschlechtsproducte vertreten wird, und zwar nehmen dieselben in ähnlicher Weise, wie dies von CHUN dargestellt wurde, ihren Ursprung aus dem Epithel der Meridionalgefässe (Pleurobrachia rhodopis) bezw. der Tentakel- und Magengefässe (Pl. pileus).

c. Die Eibildung bei Plathelminthen, Anneliden u. a.

Wir sahen, dass bereits bei den Cölenteraten eine vollständige Localisirung in der Entstehung der Keimzellen eintreten kann und sie in dazu bestimmten Organen (Gonaden, Ovarien) enthalten sind. Dagegen treten uns bei den **Plathelminthen** wieder Verhältnisse entgegen, welche stark an die diffuse Eibildung erinnern, welche wir von den Hydroiden, speciell aber von den Poriferen kennen lernten. Es ist nämlich vielfach eine nicht recht fest bestimmbare Stelle oder Gegend des Körperparenchyms, in welcher die Keimzellen auftreten. So ist bei den acölen Turbellarien auch im ausgebildeten Zustand eine Grenze zwischen dem Parenchym und Keimlager nicht vorhanden; vielmehr wird letzteres vom Parenchym durchdrungen, und für manche Zellen lässt es sich nicht entscheiden, ob man es mit Parenchymzellen oder jungen Keimzellen zu thun hat (v. GRAFF 1891, BÖHMIG 1895).

Aehnlich liegen die Verhältnisse allem Anschein nach auch bei anderen Plathelminthen. Für die Polycladen war sogar angegeben worden, dass die Keimzellen aus dem entodermalen Epithel des Darmcanals ihren Ursprung nähmen (A. Lang) und somit bei ihnen ein ganz ähnliches Verhalten wie ein Theil der Cölenteraten (und die Ctenophoren) es zeigen, bestehen sollte. Als Thatsache ist jedenfalls anzusehen, dass die entstehenden und in Ausbildung begriffenen Zellen von ihrer Umgebung noch sehr wenig gesondert sind; ausserdem aber treten sie offenbar in sehr nahe Beziehung zur Wandung des Darmcanals, was jedenfalls durch die hierdurch ermöglichte bessere Ernährung bedingt ist, ähnlich wie aus dem gleichen Grunde die heranreifenden Oocyten der Cölenteraten sich der ernährenden Schicht nach Möglichkeit nähern. Eine solche enge Anlagerung der Keimzellen an den Darmcanal kehrt auch bei höher stehenden Thierformen wieder; so findet sie sich z. B. bei den Rotatorien und Gastrotrichen, wie man aus den Darstellungen der Autoren ersieht (Plate, Zelinka u. A.), und auch bei den Anneliden kommt sie vor; ja, sie kann hier so weit gehen, dass man noch neuerdings allen Ernstes die Keimzellen, wie es früher für die Polycladen geschah, direct aus dem Darmepithel herleitete (Sophie Pereyaslawzewa 1896 bei Nerilla).

Da bei einigen Plathelminthen eine deutliche Sonderung des Keimlagers vom Körperparenchym nicht erreicht wird, so ist zu erwähnen, dass bei anderen, und zwar bei den meisten Vertretern dieser Abtheilung, vollständig differenzirte Ovarien zur Ausbildung kommen, von welchen bei einer anderen Gelegenheit (p. 363) noch zu sprechen sein wird. Ganz ähnlich verhalten sich übrigens auch die Nemertinen, indem bei den einen die Geschlechtsproducte erst zu der Zeit, wenn die Thiere schon völlig ausgewachsen sind, in dem völlig soliden Körperparenchym und, wie man annimmt, aus dessen Zellen entstehen (so bei Carinella nach Bürger), während bei anderen Nemertinen (Drepanophorus) von vornherein Geschlechtssäcke vorhanden sind, welche bei jenen Formen zur Zeit, wenn sich die Geschlechtsproducte ausbilden, gänzlich fehlen. Aus dem inneren Zellenbelag dieser Säcke, also im gesonderten Ovarium bilden sich in dem zweiten Falle die Eier heraus (Bürger 1895).

Innerhalb einer kleinen Abtheilung und bei recht nahe verwandten Formen sieht man also bezüglich der Ausbildung von Ovarien, bezw. überhaupt Keimstöcken, ziemlich grosse Differenzen auftreten, obwohl es misslich erscheint, hierauf besonders Gewicht zu legen, indem man es vielfach nur mit einer zeitlichen Differenz in der Ausbildung dieser Organe, theilweise allerdings auch mit einem Unterbleiben der völligen Ausgestaltung derselben zu thun hat. So tritt die Differenzirung des Ovariums in dem einen Falle bereits sehr früh, vielleicht schon zu embryonaler Zeit, auf, während sie im anderen Falle erst weit später, möglicher Weise mit dem vollendeten Wachsthume, bemerkbar wird oder aber (in Form einer völlig gesonderten Keimdrüse) gänzlich unterbleibt und so gewissermaassen auf einem embryonalen Zustande verharrt. Für die Auffassung dieser Vorgänge würde es in so fern von Bedeutung sein, ob und bis zu welchem Grade das umliegende Gewebe eine Differenzirung erfahren hat.

Bezüglich der von verschiedenen Autoren ausdrücklich betonten Herkunft der Keimzellen von Zellen des Körperparenchyms oder Umwandlung der letzteren in erstere gilt ganz dasselbe wie von dem bereits in dieser Hinsicht erwähnten epithelialen Ursprung der Keimzellen bei den Cölenteraten oder dem noch zu behandelnden Uebergang von peritonealen

Epithelzellen in junge Ei- oder Samenmutterzellen, d. h. es ist die Frage, ob eine derartige Umwandlung der Zellen wirklich denkbar ist, oder ob es sich nicht vielmehr um vorgebildete Keimzellen handelt, welche zwischen jenen Parenchym- oder Epithelzellen vorhanden sind (man vgl. hierzu p. 300 u. 306).

An bestimmten Stellen, aber im Körper mehrfach sich wiederholend und oft auf eine ganze Anzahl von Segmenten vertheilt findet man bei den **Anneliden** die Keimlager als Wucherungen des peritonealen Epithels (Fig. 163). Zum Theil liegen sie an den Dissepimenten der Darmwandung an oder auch in nächster Nähe des ventralen Blutgefässes. Ihre Natur als Wucherungen des Peritoneums können sie zeitlebens beibehalten, indem sie zunächst nur eine aus wenigen Zellen bestehende Verdickung (Fig. 163 *A* u. *B*) desselben, später einen grösseren Haufen unregelmässigen gelagerter Zellen darstellen. Die grösseren Oocyten lösen sich allmälig von der Oberfläche der Zellanhäufung ab, um direct in die Leibeshöhle zu fallen und dort ihrer Reifung entgegen zu gehen (Fig. 222 p. 365).

Fig. 163. Schematische Darstellung des Baus und der Entwicklung eines Ovariums von Amphitrite rubra (nach E. Meyer).
gdr Geschlechtsdrüse, *ge* Genitalepithel, *gz* in Loslösung begriffene Geschlechtszellen, *pm* Peritoneum, *Vv* Vas ventrale.

Aus diesen höchst primitiven Keimlagern, wie man sie bei den Polychaeten findet, gehen durch Umschliessung derselben mit einer Epithellamelle und durch Sonderung des keimerzeugenden Abschnittes (Fig. 163 *C* u. *D*) von der Reifungsstätte die höher ausgebildeten Ovarien hervor, wie sie sich bei einigen Polychaeten, besonders aber bei den Oligochaeten und Hirudineen finden, bei denen sie mit dem Leitungsapparat in engere Verbindung treten. Entwicklungsgeschichtlich ist jedoch auch in diesen complicirteren Fällen die Ableitung dieselbe, da die Ovarien ebenfalls in Form peritonealer Wucherungen ihre Entstehung nehmen. Da bei manchen Anneliden und speciell Polychaeten die keimbereitenden Organe nur während der Brunstzeit vorhanden, in der übrigen Zeit jedoch vom Peritoneum kaum zu unterscheiden sind, so spielen sich die geschilderten Vorgänge noch beim ausgebildeten Thier ab.

Aus der inneren Bekleidung der Leibeswand werden auch bei den Bryozoen die Geschlechtsproducte hergeleitet; ja, man spricht bei ihnen von einer ganz directen Umbildung der peritonealen Epithelzellen zu den jungen Oocyten (Braem 1897), die sich dann in einer grösseren Anhäufung ansammeln und ein von kleineren Zellen um-

gebenes Ovarium bilden, nicht unähnlich dem Verhalten der Anneliden, nur dass es hier zur Bildung eines Follikelepithels kommt.

Die Herleitung der Keimzellen und Keimdrüsen von Wucherungen des peritonealen Epithels gilt für eine ganze Anzahl von Thiergruppen; ausser bei den schon genannten fasst man auch bei den Mollusken, Brachiopoden, Echinodermen und Vertebraten das Keimepithel als einen mehr oder weniger modificirten Theil des peritonealen Epithels auf, und bekanntermaassen sind auch bei Arthropoden die Keimzellen auf die Ursegmente zurückgeführt worden (man vgl. z. B. den Spec. Theil p. 558, 620, 716 u. 837), obwohl gerade für verschiedene Arthropoden seither die früher schon bei einzelnen von ihnen aufgefundene frühzeitige Differenzirung der Keimzellen wieder festgestellt wurde. Wir stossen damit abermals auf die schon einige Male berührte und später noch ausführlicher zu behandelnde Frage, ob die Keimzellen mit den sie umgebenden Zellen gleichartig oder nicht vielmehr von vornherein verschiedenartiger Natur sind (vgl. p. 300 und 306).

d. Die Eibildung im Ovarium — Bau der Ovarien — Vertheilung der Keimzellen, Oogonien und Oocyten.

Ist es zur Bildung eines Ovariums gekommen, so kann dieses eine sehr verschiedenartige Gestalt und Structur, sowie eine sehr differente Vertheilung der Ei- und Keimzellen aufweisen. In den einfachsten Fällen, wie wir sie bereits wiederholt kennen lernten, stellt **das Ovarium** eine blosse Zusammenhäufung von Keimzellen, Oogonien und Oocyten verschiedener Altersstadien dar (Cölenteraten, Plathelminthen, Anneliden u. a., Fig. 156, 158, 162 u. 163). Von einem solchen, aus einem blossen Zellenhaufen bestehenden Ovarium können sich dann die Oocyten einfach loslösen, um direct nach aussen bezw. in den Gastrovascularraum (Cölenteraten) oder auch in die Leibeshöhle und von da durch besondere ausleitende Organe nach aussen zu gelangen (Anneliden). Eine höhere Stufe erreicht das Ovarium, wenn sich die compacte Masse der Ei- und Keimzellen mit einer (peritonealen oder bindegewebigen) Hülle umgibt und ein mit ihm verbundener Canal die Ausleitung der Eier übernimmt. Streckt sich das Ovarium in die Länge, wie es oftmals der Fall ist, so ergeben sich die Ovarialschläuche oder Eiröhren, welche man z. B. bei den Nematoden, Crustaceen und Insecten findet (Fig. 164, 210 u. 213 p. 354 u. 357). Es sind dies solide, weil mit den verschiedenen Zellenelementen der Ovarien dicht erfüllte Organe; ihre Bezeichnung als „Schläuche oder Röhren" ist also in so fern nicht gerechtfertigt und mehr auf ihre Wandung im Gegensatz zu den von Genitalzellen gebildeten Inhalt gewählt; doch können die Ovarien in vielen Fällen thatsächlich hohl und von sack- oder schlauchförmiger Gestalt sein (so bei den Echinodermen, manchen Crustaceen, Arachnoïden, Mollusken u. a.). Wie im vorhergehenden Fall setzen sie sich auch hier in den Ausführungsgang fort. Der Hohlraum des Ovariums ist mit einem Epithel ausgekleidet, und die Wand erfährt vielfache Ausbuchtungen, so dass die Keimdrüse eine Traubenform annimmt. Man hat derartig gebaute Keimdrüsen als „Sackgonaden" bezeichnet und sie den „Flächengonaden" gegenüber gestellt. Auch die letzteren lassen sich von der ursprünglichen Gonadenform, dem blossen Zellen-

haufen, herleiten, und zwar so, dass dieser ein compactes Organ bleibt und nur von der Stelle, wo er mit der Körperwand in Verbindung steht (wir denken hierbei an eine Entstehung der Gonade aus dem peritonealen Epithel), ein bindegewebiges Stroma in die Anlage der Keimdrüse hineintritt und alsbald einen beträchtlichen Theil derselben ausmacht. Die Innenmasse der compacten Keimdrüse wird dann von dem Stroma gebildet, während seine Oberfläche vom Keimepithel überzogen ist. Solche Flächengonaden kommen den Wirbelthieren zu, bei welchen allerdings auch vom Keimepithel her strangförmige Einwucherungen in's Innere erfolgen (Pflüger'sche Schläuche p. 341).

In beiden Fällen, sowohl bei der flächenhaft ausgebildeten wie bei der sackförmigen Gonade, kann das Keimepithel der peritonealen Auskleidung des Cöloms entstammen, indem die Gonade im ersteren Fall als Faltung, im letzteren als Aussackung des Peritoneums entsteht; dementsprechend bildet es dann die äussere Bedeckung oder die innere Auskleidung der Gonade. Wie die zuerst in Form einer Peritonealfalte in der Wand der Leibeshöhle auftretende Flächengonade sich später isolirt und durch Ausbildung des massigen Stromas zu jenem compacten Organ wird (Vertebraten), so kann auch die ursprünglich sackförmige Gonade durch fortgesetzte Divertikelbildung und Faltung ihrer Wand, sowie Ausfüllung der Hohlräume durch Epithelien, Keimzellen und Bindegewebe eine ziemlich compacte Beschaffenheit gewinnen (Mollusken).

Die Vertheilung der Keimzellen in den Ovarien ist eine sehr verschiedenartige, wie sich schon aus den vorhergehenden Ausführungen über den Bau der Gonaden ergibt. In den umfangreichen, compacten, sackförmigen oder traubigen Ovarien sieht man die Oogonien bezw. Oocyten an ganz verschiedenen Stellen zwischen den Epithelzellen auftreten, während bei anderen, weniger umfangreichen oder schlauchförmigen Eierstöcken ein Theil derselben, und zwar zumeist das blinde Ende, als Keimlager ausgebildet ist und die Oogonien oder jüngeren Oocyten enthält, während der übrige, meist mit dem Ausführungsgang in Verbindung stehende Abschnitt die heranwachsenden und älteren Oocyten beherbergt. Man kann dann also zwischen einer Keim- und einer Wachsthumszone des Ovariums unterscheiden (Fig. 164 u. 210 p. 354), zu welcher ausserdem noch eine Reifungszone hinzukommen kann (vgl. hierzu auch oben p. 293). Beide, das Keimlager sowohl wie die Wachsthumszone, sind oft recht umfangreich und besitzen im Uebrigen bei den verschiedenen Thierformen eine sehr differente Ausbildung.

Im Keimlager können sich die Keimzellen noch in Vermehrung befinden, wie dies die häufig vorkommenden Theilungsfiguren anzeigen (Fig. 164 u. 163 *D*). Im Hinblick auf ihre Kernstructur wie auch auf ihre Grösse zeigen die Keimzellen in den einzelnen Regionen der Theilungs- und Wachsthumszone ein recht verschiedenartiges und characteristisches Verhalten, welchem man neuerdings eine eingehendere Aufmerksamkeit geschenkt hat, wobei wir besonders auf Häcker's Publicationen (1895 u. 1899 p. 95 ff.) verweisen. Auf die hierbei und besonders auf späteren Stadien in den Kernen sich vollziehenden, für die Auffassung der Eireifung bedeutungsvollen Vorgänge soll erst später eingegangen werden; es sei nur erwähnt, dass die Kerne dieser Ureizellen oder Oogonien chromatinreicher

sind. Wenn die Theilungen der Oogonien beendet und die Keimzellen zu Oocyten herangewachsen sind, nimmt der Chromatinreichthum des Kernes ab und der Keimbläschencharacter desselben beginnt hervorzutreten. Ausser diesen Veränderungen des Kernes führen auch solche der ganzen Zelle, Gestalts- und besonders Structurveränderungen, sowie vor Allem die hauptsächlich durch die Dotterablagerung mitbedingte Grössenzunahme, zur weiteren Ausgestaltung des Eis.

Man hat vielfach und besonders früher grösseren Nachdruck darauf gelegt, ob das Keimlager ein Syncytium darstelle (Fig. 164), wie das häufig (z. B. für Plathelminthen, Nematoden, Crustaceen, Insecten u. a.) beschrieben wurde, oder aber aus deutlich gegen einander abgegrenzten Zellen bestände. Heute hält man dies nicht mehr für wesentlich, zumal bei vielen solcher vermeintlichen Syncytien Zellgrenzen später nachgewiesen wurden und bei manchen anderen ein solcher Nachweis erwartet werden darf. Der Unterscheidung zwischen einer syncytialen und einer epithelialen Eibildung wird auch in so fern keine grosse Bedeutung

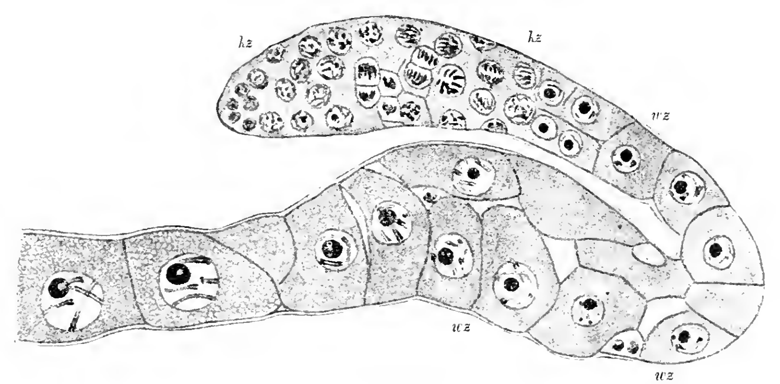


Fig. 164. Canthocamptus staphylinus. Schnitt durch Ovarium und Oviduct (nach V. Häcker).
kz Keimzone, *wz* Wachsthumszone.

zugeschrieben werden können, als zuweilen die Eier aus einem Epithel entstehen, um sich dann zu einer grösseren Anhäufung so dicht an einander zu drängen, dass ihre Zellgrenzen nur schwer oder überhaupt nicht mehr sichtbar sind und dadurch leicht ein Syncytium vorgetäuscht wird.

Bezüglich der weiteren Ausbildung der Oocyte hat man zu unterscheiden, ob sie sich allein, d. h. selbstständig und unabhängig von anderen Zellen, vom Keimlager oder Keimepithel abheben, oder ob andere Zellen des Ovariums sich an ihrer Umbildung betheiligen (solitäre und alimentäre Eibildung). Wir behandeln zunächst die erste und einfachere der beiden Formen.

2. Die solitäre Eibildung.

a. Isolirung der Oocyte aus der Verbindung mit den übrigen Zellenelementen des Ovariums.

Vom Keimlager oder Keimepithel sondert sich die junge Oocyte in Folge ihres Wachsthums und der alsbald eintretenden Abrundung ihrer Gestalt (Fig. 165, 168, 169). Als lehrreichstes Beispiel für diese Art der Eibildung dient das mit einem weiten Hohlraum ver-

sehene und mit einem verhältnissmässig niederen Epithel ausgekleidete Ovarium der Echinodermen. Man sieht zwischen den Epithelzellen einzelne Keimzellen sich vergrössern und dadurch allmälig mehr in das Ovariallumen vorragen (Fig. 165 *A*): mit ihrem weiteren Wachsthum heben sie sich immer mehr von der Wandung ab, sind schliesslich nur noch durch einen kurzen Stiel mit ihr verbunden (Fig. 165 *B*) und fallen am Ende in den Hohlraum des Eierstocks, um dann durch den Eileiter nach aussen geführt zu werden [1]).

Während die jugendliche Oocyte von den Zellen ihrer Umgebung weder in Grösse noch in Form und Structur auffallend verschieden ist, treten mit ihrem bedeutenderen Wachsthum alsbald erhebliche Differenzen ein. Das Wachsthum ist hauptsächlich bedingt durch die Aufnahme von Substanzen aus der Umgebung und Ablagerung derselben nach erfolgter Assimilation als Nährmaterial im eigenen Körper. Wir sahen die Eier mehrfach in der nächsten Nach-

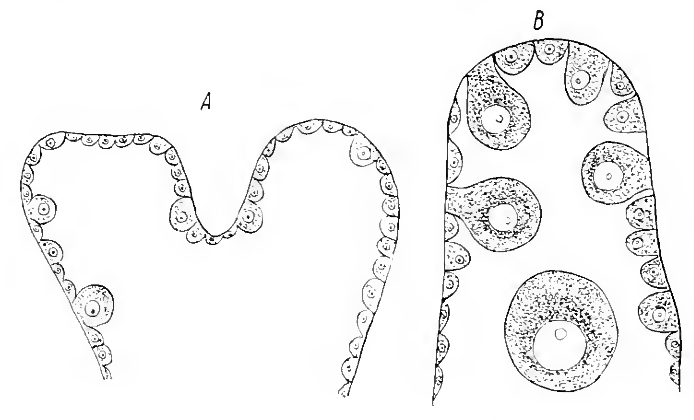


Fig. 165. Blindes Ende eines Ovarialschlauchs *A* von Amphidetus cordatus und *B* von Astropecten aurantiacus mit Ovarialepithel, jüngeren und älteren Eizellen (nach H. Ludwig).

barschaft der ernährenden Hohlräume auftreten (so bei Poriferen, Cölenteraten, Ctenophoren, Plathelminthen, Rotatorien, Anneliden u. a.) oder auch einzeln bezw. zu Gruppen vereinigt, und in anderen Fällen bereits in Form eines primitiven Ovariums in der Leibeshöhle liegen (Anneliden, Acanthocephalen, Bryozoen u. a.), so dass sie mit der ernährenden Flüssigkeit in nahe Berührung kommen bezw. von ihr umspült werden. Auf diese Weise oder in dem von Nährflüssigkeit durchtränkten Ovarium können die Oocyten selbstständig oder mit Hilfe anderer Zellen (vgl. weiter unten) Bildungsmaterial in ihrem Protoplasma verarbeiten und aufspeichern, um allmälig zu ihrer späteren Grösse heranzuwachsen.

Unter Umständen können die von der Reife noch ziemlich weit entfernten Oocyten bei der Ablösung vom Ovarium direct in die Leibeshöhle fallen, um hier ihre weitere Ausbildung durchzumachen, wie dies zumal bei den polychaeten Anneliden geschieht. In anderen

---

[1]) Bezüglich des Verhaltens der Epithelzellen des Ovariums zu den Eiern der Echinodermen vgl. auch p. 315.

Fällen, wie bei den Acanthocephalen, findet nicht nur eine Ablösung einzelner Oocyten, sondern ganzer Zellgruppen von der ursprünglichen Keimstätte statt, die dann als kleine, isolirte Ovarien in der Leibeshöhle flottiren. Als besondere Ovarien darf man sie deshalb bezeichnen, weil jeder dieser scheibenförmigen Zellcomplexe ein centrales (den Angaben nach syncytiales) Keimlager enthält, welches von einer Lage grösserer, zu Eiern heranwachsenden Zellen umgeben ist (Fig. 166). Wenn letztere aufgebraucht ist, rücken von innen her neue Keimzellen zur Bildung von Oocyten vor, indem sie sich zunächst deutlich vom Keimlager abgrenzen (Fig. 166). Die ausgebildeten Eier lösen sich von den Ovarialscheiben ab und finden sich als die bekannten anfangs ovalen, später spindelförmigen Gebilde in der Leibeshöhle. Bei einigen Acanthocephalen, z. B. Echinorhynchus gigas und angustatus, findet diese höchst eigenthümliche Art der Eibildung nicht statt, sondern die Eier verbleiben an ihrer ursprünglichen Bildungsstätte, nämlich innerhalb des Ligamentes.

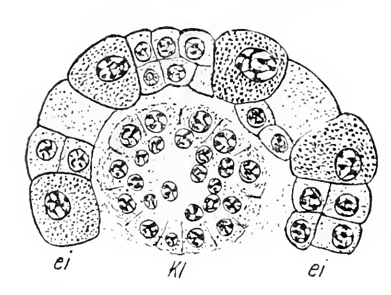


Fig. 166. Frei schwimmendes Ovarium aus der Leibeshöhle von Echinorhynchus bipennis (nach Kaiser).
In der Mitte das Keimlager (*kl*), von dem einzelne Zellen sich deutlicher abgrenzend, die Aussenschicht von jüngeren und älteren Oocyten (*ei*) gebildet.

b. Die Bildung eines Eistiels.

Mit der besseren Ernährung des Eis stehen offenbar gewisse Erscheinungen im Zusammenhang, welche bei seinem weiteren Wachsthum hervortreten können, so z. B. die Bildung eines Stiels, wie er in manchen Fällen der Eibildung beobachtet wird. Ein bekanntes Beispiel hierfür bieten die Nematoden. Am blinden Ende ihres Ovarialschlauchs befindet sich ein umfangreiches Keimlager, von welchem sich die jungen Keimzellen allmälig abheben, wobei sie jedoch gegen die Mitte der Eiröhre nicht völlig von einander getrennt werden, sondern vielmehr durch einen gemeinsamen Plasmastrang, die sog. Rhachis, verbunden bleiben (Fig. 167 *A*). Allmällig sondern sich die Zellen vom Rande her, indem Spalträume zwischen ihnen auftreten (Fig. 167 *B*), und schliesslich hängt jede von ihnen nur noch durch einen Stiel mit der Rhachis zusammen (Fig. 167 *C* u. *D*). Mit dem weiteren Wachsthum lösen sich die Oocyten alsdann von dem centralen Strang los und runden sich ab. Es soll gleich hier erwähnt werden, dass

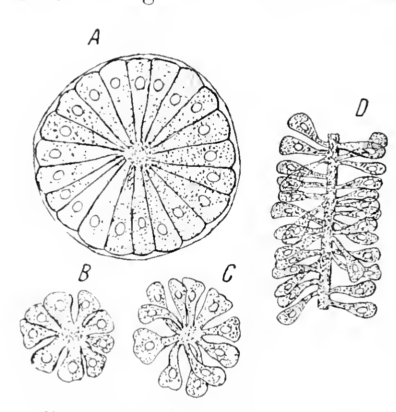


Fig. 167. *A* Querschnitt der Eiröhre von Ascaris megalocephala, *B* und *C* Rhachis mit den anhängenden Keimzellen von Ascaris mystax im Querschnitt, *D* im Längsschnitt (*B*—*D* nach Leuckart).

auch in den Hodenröhren der betr. Nematoden eine Rhachis vorhanden ist, und dass die Ausbildung der Samenzellen bei ihnen in ganz ähnlicher Weise wie diejenige der Oocyten verläuft, worauf später noch zurück zu kommen sein wird (Cap. V).

Einen Stiel am Ei, welchen man direct als dessen Ernährungsapparat auffasst, erwähnten wir bereits früher bei Besprechung der Actinien. Er stellt einen protoplasmatischen Fortsatz des Eis dar, der sich zwischen den Epithelzellen bis an die Oberfläche des Septums erstreckt, woselbst sich eine nabelförmige Einsenkung bildet (Fig. 161 *A* u. *B*, p. 302).

Es scheint fast, als ob das Ei hier zu der die Gastralfächer füllenden Nährflüssigkeit in directe Beziehung träte (O. u. R. Hertwig); jedenfalls spricht dafür auch die fibrilläre Structur des Stiels, wie sie auch sonst

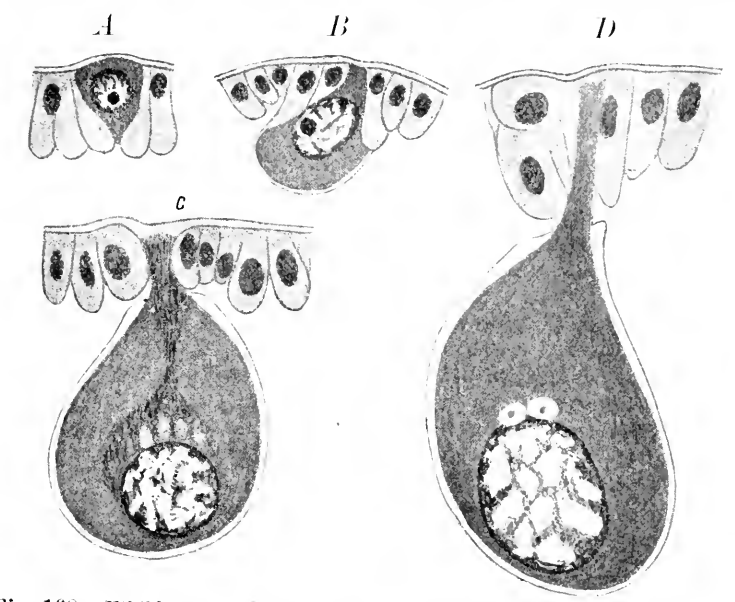


Fig. 168. Eibildung von Cyclas cornea in verschiedenen Stadien (nach Stauffacher). *A* junge Oocyte zwischen Epithelzellen, *B* etwas ältere Oocyte mit Bildung der Keimhaut am freien Theil, *C* und *D* Ausbildung des Stiels und der Membran, in *C* ausserdem Zufuhr von Nährsubstanzen vom Epithel her, in *D* am Keimbläschen die Centrosome bezw. Sphären.

an Protoplasma, welches eine leitende Function hat, beobachtet worden ist. Möglicher Weise ist auch die excentrische Lage des Keimbläschens ähnlich zu deuten, welches sich, wie in anderen Fällen, dem Ort, an welchem die Zufuhr des Nährmaterials stattfindet, nach Möglichkeit genähert hat (Fig. 161 *A* und *B*).

Die Andeutung einer Stielbildung kann sich bereits in den gewöhnlichen Fällen solitärer Eibildung, in welchen sich die Eier aus einem Keimepithel herausbilden, wie bei den Echinodermen, geltend machen (Fig. 165 *B*, p. 309). Bei Ophiothrix fragilis ist die bereits von einer Hülle umgebene Oocyte noch durch einen kurzen protoplasmatischen Stiel mit der Eierstockwand verbunden (H. Ludwig), und die Eihaut zeigt also an dieser Stelle eine für den Durchtritt des Stiels bestimmte Oeffnung.

In anderen Fällen jedoch geht die Ausbildung eines solchen Eistiels noch viel weiter. Besonders auffallend liegen die Verhältnisse in dieser Hinsicht bei den Lamellibranchiaten. Im Ovarium von Cyclas sieht man den Innenraum von einem Epithel ausgekleidet, zwischen dessen cubische oder cynlindrische Zellen solche von kegelförmiger Gestalt eingeschoben sind, welche der Wandung mit breiter Basis aufsitzen, die jungen Oocyten (Fig. 168 *A*). Mit ihrem bald eintretenden Wachsthum drängen sich diese über die Oberfläche der übrigen Zellen hervor, ohne jedoch den Zusammenhang mit dem Epithel aufzugeben, sondern mit einem anfangs kurzen, später längeren Stiel bleiben sie mit der Wand des Ovariums verbunden (Fig. 168 *B*—*C* u. Fig. 169). Dieser Eistiel kann lange erhalten bleiben, und scheint eine bei den Muscheln sehr verbreitete Erscheinung zu sein. Bei Scrobicularia erreicht er nach v. Jhering's Darstellung eine ganz bedeutende Länge (1877. Fig. 169).

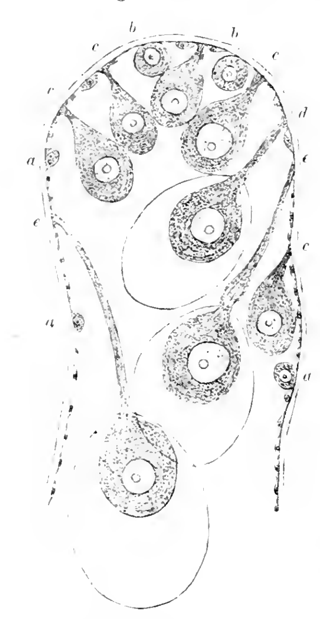


Fig. 169. Ein Acinus des Ovariums von Scrobicularia piperata mit dem Eierstocksepithel, sowie jüngeren und älteren in der Ausbildung begriffenen Oocyten (nach H. von Jhering).
a—*e* die auf einander folgenden Stadien in der Ausbildung der Oocyten und ihres Stiels.

Die Bedeutung des Stiels liegt hier zweifellos in der Zufuhr von Nahrung, worauf schon die frühe Ausbildung der Eihaut an den sich vorwölbenden Theilen des Eis (Fig. 168 *B*—*D*) und nicht am wenigsten die streifige Structur des Stieles (Fig. 168 *C*) hinweist, welche an die vorher besprochenen Verhältnisse bei den Actinien erinnert. Ausserdem verläuft vom Stiel aus eine Zone feinkörniger Substanz nach dem Keimbläschen und umlagert dieses (Fig. 168 *C*), welches Verhalten zusammen mit der zu beobachtenden Annäherung des Keimbläschens an die Basis des Stiels ebenfalls für dessen zuleitende Thätigkeit spricht (Stauffacher 1893).

Höchst wahrscheinlicher Weise betheiligen sich an der Ernährung der Oocyten die der Stielbasis anliegenden Epithelzellen, welcher Vorgang bereits zu den complicirteren Verhältnissen der alimentären Eibildung hinüberleitet. Bei Cyclas beobachtete Stauffacher, wie von Seiten des umliegenden Epithels eine starke Production feinkörniger Substanz stattfand, welche letztere zu Zeiten in einem förmlichen Strom in das Ei übergeführt wird, so dass zeitweilig die Abgrenzung der Epithelzellen gegen das Protoplasma des jungen und daher noch verhältnissmässig breiten Eistiels gänzlich verwischt wird. Von diesem Verhalten aus ist nur noch ein Schritt bis zum Auftreten wirklicher und speciell zu diesem Zweck ausgebildeter Nährzellen. Wenn solche in grösserer Zahl gebildet und zu einem umfangreichen Complex vereinigt werden, so dass die Communication mit dem zugehörigen Ei erschwert ist, kann es ebenfalls zur Ausbildung eines unter Umständen sehr langen Eistiels kommen, wie dies z. B. bei einer Reihe von Insecten der Fall ist (Fig. 213 *C* p. 357). Hierbei handelt es sich bereits um

die complicirteren Vorgänge der Eibildung, welche jetzt besprochen werden sollen.

3. Die alimentäre Eibildung.

Die alimentäre Eibildung besteht darin, dass zur Oocyte eine oder mehrere Zellen hinzutreten, um ihr Wachsthum und ihre weitere Ausbildung zu fördern. Während also bei der solitären Eibildung die Oocyte für sich und unabhängig von anderen Zellen heranwächst, hat man es bei der alimentären Eibildung stets mit einem Zellencomplex zu thun. Die dem Ei beigegebenen Zellen können zweierlei Natur sein, was sich bis zu einem gewissen Grade schon aus ihrem Lageverhältniss zu ihm erkennen lässt. Entweder sind sie nur einseitig und weniger regelmässig dem Ei angelagert, oder sie umgeben dasselbe von allen Seiten und gewöhnlich in recht regelmässiger Anordnung. Im ersteren Falle handelt es sich um Nährzellen des Eis, im letzteren um die Ausbildung eines Follikels. Diese beiden Formen der Eibildung lassen allerdings in so fern gewisse Uebergänge erkennen, als auch den Follikelzellen die Ernährung des Eis obliegt und sie bei den primitivsten Formen der Follikelbildung keine allzu regelmässige Lagerung zeigen (Fig. 170).

Beide Formen der Eibildung kommen mit einander vereinigt vor, indem die Oocyte von einem Follikel umgeben und ausserdem mit einer Gruppe von Nährzellen versehen sein kann (Fig. 213 p. 357). Ob eine, und welche der beiden Formen die ursprünglichere ist, lässt sich schwer entscheiden. Bezüglich der oft sehr umfangreichen, in Form und Grösse den Oocyten vielfach gleichenden Nährzellen liegt die wiederholt ausgesprochene Vermuthung sehr nahe, es möchte sich um abortive Oocyten handeln, welche ihre Function änderten und zu blossen Nährzellen des Eis herabsanken, während die primitiven und noch recht unregelmässig gestalteten Follikel, wie sie sich z. B. bei den Poriferen finden, die Vermuthung zu grösster Wahrscheinlichkeit erheben, das Follikelepithel möge aus Körperzellen hervorgegangen sein, welche das Ei umlagerten und dessen weitere Ernährung vorzugsweise übernahmen. Diese Vermuthung wird durch die Entwicklung der Ei- und Follikelzellen (bei Insecten, Wirbelthieren u. a.) direct unterstützt, indem sie auf verschiedene Weise entstehen (vgl. p. 329 u. 358). Nun könnten die Nährzellen allerdings auch den gleichen Ursprung haben, und wir werden sehen, dass dies zum Theil auch wirklich der Fall ist; jedenfalls aber deuten die einfacheren Formen der Nährzellen- und Follikelbildung auf eine differente Entstehung der beiden Eibildungsarten hin. Für unsere Betrachtungen erweist es sich als practischer, die folliculäre Eibildung voranzustellen.

A. Die folliculäre Eibildung.

a. Die Bildung des Eifollikels bei Poriferen, Cölenteraten, Echinodermen, Würmern u. a.

Follikel, wenn auch noch recht einfacher Natur, können bereits bei den niedersten Metazoen um das Ei gebildet werden, so bei den Poriferen. Es scheint, dass sie aus Zellen der Mittelschicht hervorgehen, welche sich dem Ei anlagern; zum Theil schliessen sich

die umliegenden Zellen wohl einfach in Folge der stärkeren Ausdehnung des wachsenden Eis um dieses zusammen. Der Follikel erscheint nicht besonders regelmässig gebildet, zumal die Form der Zellen diejenige der Bindgewebszellen des Schwammkörpers beibehält (Fig. 170 *B*); doch können sich dieselben immerhin fast epithelartig anordnen (Fig. 170 *A*); zuweilen schieben sie sich zwischen einander hinein, so dass der Follikel fast (Fig. 170 *B*) oder vollständig mehrschichtig erscheint. Das Follikelepithel besteht entweder aus recht umfangreichen succulenten oder aber auch aus stark abgeplatteten Zellen (Fig. 171); zumal tritt das letztere Verhalten mit dem stärkeren Wachsthum des Eis und dem Fortschreiten der Embryonalentwicklung ein.

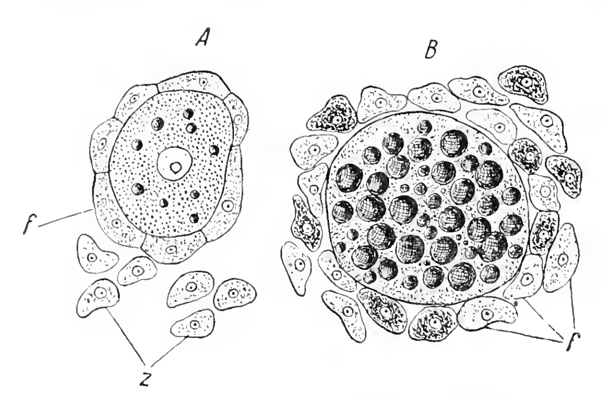


Fig. 170. Eine jüngere und eine ältere Oocyte von Spongilla fluviatilis, erstere mit wenigen, letztere mit einer grossen Zahl Dotterkörner, umgeben von den Zellen des Follikels (*f*), von denen (in *B*) einige sich durch ihren dunkleren Inhalt als sog. „Nährzellen" zu erkennen geben (nach Fiedler).
z einige freie Zellen der Mittelschicht.

Der Follikel des Schwammeis hat jedenfalls die Bedeutung eines Schutzes für dasselbe und dient ausserdem seiner Ernährung. Sicher müssen die dem Ei für sein Wachsthum und die Dotterbildung nöthigen Stoffe durch Vermittlung der Follikelzellen zugeführt werden, wenn dieselben das Ei lückenlos umschliessen (Fig. 170 *A*). Thatsächlich zeigen sich die Follikelzellen theilweise mit einer feinkörnigen Inhaltsmasse erfüllt (Fig. 170 *B*), welche sich gegen Reagentien sehr ähnlich verhält wie die in Bildung begriffenen Dotterbestandtheile des Eis, und welche man daher als das von dem Follikel zu liefernde Nährmaterial ansah; auch hat man die betreffenden Nährzellen von den übrigen Follikelzellen unterschieden.

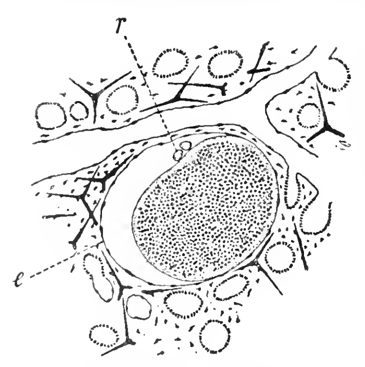


Fig. 171. Ei von Plakina trilopha mit umgebendem Gewebe. Das Ei ist etwas contrahirt und daher vom Follikel abgehoben. *e* Follikelepithel, *r* Richtungskörper.

Auf sehr einfache Weise kommt bei den Actinien eine Art von Follikel zu Stande, indem die jungen Eier in die Bindesubstanz hineinrücken (Fig. 160 p. 302), und nun in ihrem grössten Umfang von ihr umgeben sind (Fig. 202 *A* p. 347); mit ihrem weiteren Wachsthum drängen sie die Bindegewebszellen zusammen, so dass diese einen aus sehr platten Zellen bestehenden Follikel bilden (Fig. 202 *B*). Um diesen kann dann die Entodermschicht dem Ei noch recht dicht anliegen (O. u. R. Hertwig 1879).

Einen Anfang zur Follikelbildung findet man bei der Entstehung des Eis aus einem epithelialen Keimlager, wie wir es bei den Echinodermen kennen lernten (Fig. 165 *A* u. *B* p. 309). Bei den Echiniden z. B. wurde beobachtet, wie die zum Ei heranwachsende Zelle einige benachbarte Epithelzellen mit in die Höhe hebt, so dass sie ihr wie vereinzelte Zellen eines stark abgeplatteten Follikelepithels anliegen (Fig. 172 *A*). Mit dem stärkeren Wachsthum der Oocyten verschwinden diese Zellen wieder, so dass bei den der Reifung entgegengehenden Eiern der Echiniden ein Follikel fehlt, so weit sie darauf hin untersucht wurden. Bei anderen Echinodermen, so bei den Asteroiden und Holothurien, ist ein besser ausgebildeter Follikel vorhanden, der auf dieselbe Weise entsteht, wie dies oben für die Echiniden angegeben wurde (Fig. 172 *B* u. *C*). Speciell bei den Holothurien bleibt der Follikel lange erhalten und umgibt in einer continuirlichen Lage platter Zellen die schon stark herangewachsene Oocyte (Fig. 173). Hier dient der Follikel jedenfalls mit zur Ernährung und es wird beschrieben, wie die Zellen feinkörnige Substanz an das Ei abgeben (Crety 1895). Von der dicken, als Zona radiata ausgebildeten Eihaut, welche das Holothurienei umgibt (Fig. 173), darf man eher annehmen, dass sie vom Ei selbst gebildet wird (Gerould 1896), als dass sie ein Ausscheidungsproduct des Follikels ist, wie ebenfalls vermuthet wurde.

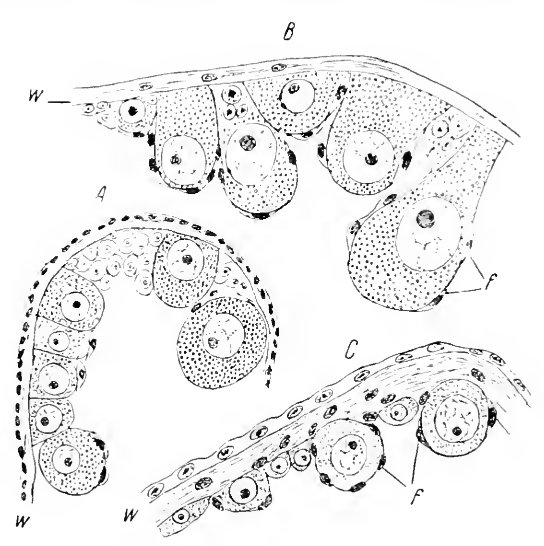


Fig. 172. Schnitte durch Ovarien: *A* von Toxopneustes, *B* von Asterias rubens, *C* von Holothuria tubulosa (nach Hamann).
f Follikelzellen, *w* Wand des Eierstocks.

Die Eihaut der Holothurien zeigt eine als Mikropyle bezeichnete Oeffnung (Fig. 173) und diese soll nach der Angabe einiger Autoren (Joh. Müller, Semper, Crety) davon herrühren, dass an dieser Stelle eine stielartige, gleichzeitig der Ernährung dienende

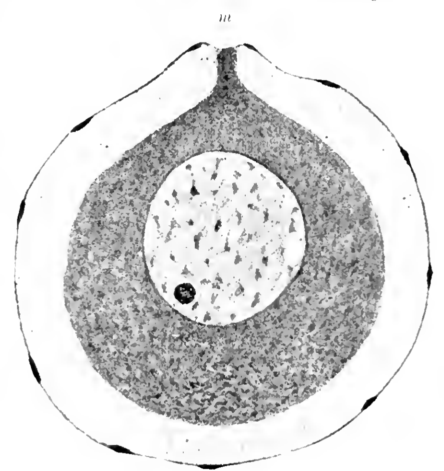


Fig. 173. Oocyte aus dem Ovarium von Holothuria tubulosa, umgeben von der Zona radiata und dem Follikelepithel; *m* Mikropylöffnung (nach Crety).

Verbindung des Eis mit der Ovarialwand vorhanden war, während von anderer Seite diese Oeffnung an den der Eierstockswand entgegengesetzten Pol des Eis verlegt und damit die oben angedeutete Entstehungsweise des Canals für unmöglich erklärt wird (GEROULD). Nach dem letztgenannten Autor tritt am Ei von Caudina ausserdem eine sog. intravitelline Membran mit der Mikropylöffnung in Verbindung und führt, nach innen, sich trichterförmig erweiternd, bis ganz in die Nähe des Keimbläschens, welche Einrichtung unwillkürlich an die früher (p. 302) von Sagartia beschriebene erinnert und auch von GEROULD damit verglichen, jedoch als eine vielleicht eher der Befruchtung dienende Vorrichtung gedeutet wird.

Die Angaben über das Auftreten von Follikeln bei der Eibildung der Echinodermen sind einigermaassen schwankend; so stellen die einen Autoren das Vorhandensein der Follikel bei den Seesternen in Abrede, während sie von anderen beschrieben werden; für die Crinoiden liegen die Verhältnisse ähnlich, indem das für sie angegebene Follikelepithel nicht regelmässig vorhanden zu sein scheint (LUDWIG, HAMANN).

Vorübergehende Follikelbildungen, wie bei den Echinodermen, treten auch bei den Nemertinen auf (BÖHMIG 1898). Epithelzellen, welche der Ernährung des Eis dienen, gruppiren sich um dieses, gehen jedoch in Folge der durch das Wachsthum der Eier bedingten Verschiebungen wieder verloren. Ueberhaupt kommt die Betheiligung mehrerer Zellen bei der Eibildung hier und da bei den Würmern vor; z. B. gelangen bei den Hirudineen Follikel zur Ausbildung. Die Entstehung der Eier bezw. der innere Bau der Ovarien ist bei den Hirudineen in so fern ein von dem gewöhnlichen Verhalten abweichender, als von einem Keimlager ganze Zellencomplexe von spindelförmiger Gestalt (Nephelis) oder in Form langer Stränge bezw. Fäden (Aulastoma, Clepsine u. a.) abgelöst werden, welche danach frei in der Eierstockhöhle liegen und nun ihrerseits das Keimlager darstellen, von dem aus sich die Oocyten differenziren (LEYDIG, O. HERTWIG, JIJIMA u. A.) Einigermaassen wird man durch dieses Verhalten an dasjenige der Acanthocephalen ererinnert, bei denen ebenfalls Zellgruppen vom Keimlager abgelöst werden (vgl. p. 310). An den Eisträngen oder Eifäden bilden sich durch Vergrösserung einzelner Keimzellen die Eier heraus, und indem hierbei umliegende Zellen stark abgeplattet und zu einer Art Kapsel um das Ei vereinigt werden, entsteht ein Follikel (so bei Nephelis nach JIJIMA 1882). Nach O. HERTWIG's Beschreibung (1877) wölben sich bei Hämopis die wachsenden Eier über die Oberfläche des Eierstrangs vor und bleiben mit diesem nur durch einen kurzen, aus wenigen Zellen gebildeten Stiel verbunden, der in die Eihülle übergeht. Das letztere Verhalten ähnelt demjenigen, wie wir es in den Ovarien der Arachnoiden wiederfinden werden.

Die aus wenigen, flachen Zellen gebildeten Follikel, die in manchen Fällen bald wieder verloren gehen, sind recht verbreitet; sie finden sich z. B. auch bei den Brachiopoden (VAN BEMMELEN 1883) und in ähnlicher Weise bei den Gastropoden (p. 346). Follikel, welche bereits sehr früh vorhanden sind, und denen ausser der Ernährung des Eis die Bildung des Chorions obliegt, besitzen unter den Mollusken auch die Chitonen (VON JHERING 1878, HALLER 1882, PLATE 1897); weniger gut ausgebildet scheinen sie bei den Solenogastren zu sein (WIRÉN 1892).

Sehr regelmässig gestaltete Follikel kommen bei Gephyreen (speciell bei Bonellia) vor und bleiben hier erhalten, bis das Ei sein Wachsthum beendigt hat; da gleichzeitig eine Gruppe von Nährzellen am Ei zur Ausbildung gelangt, so wird dieses Verhalten später noch zu erwähnen sein (p. 352 u. Fig. 209). Ueberhaupt ist das Auftreten eines Follikels in vielen Fällen mit demjenigen besonderer Nährzellen verbunden, wie dies z. B. für Crustaceen und Insecten gilt (p. 353 und 356).

b. Die Eifollikel bei den Arthropoden.

Bei den Arthropoden ist die folliculäre Eibildung sehr verbreitet, und zwar in ziemlich verschiedenartiger Weise; so ist die Ausbildung des Follikels bei den **Arachnoiden**, speciell bei den Spinnen, eine recht unvollkommene. Den jugendlichen Oocyten,

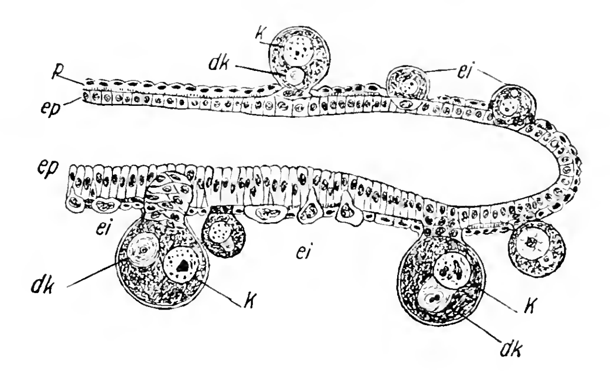


Fig. 174. Stück aus dem Ovarium von Tegenaria domestica mit Oocyten in verschiedenen Stadien der Ausbildung (nach Balbiani).
dk Dotterkern, *ei* junge Oocyten, *ep* Ovarialepithel, *k* Keimbläschen, *p* Peritonealhülle.

welche sich vom Ovarialepithel abheben, liegen zwar follikelartig Zellen an; auch sollen sie nach einigen Angaben an etwas älteren Ovarialeiern noch vorhanden sein, doch ist im Allgemeinen der weitere Verlauf der Eibildung bei den Spinnen der, dass sich das heranwachsende Ei nicht nach der Eierstockshöhle, sondern vielmehr nach aussen hin drängt (Fig. 174) und sich dadurch an der Aussenwand vorwölbt. Es scheint, dass es dabei nur die Tunica propria des Ovariums bezw. ausserdem eine kernlose Lage der sog. Peritonealhülle vor sich herdrängt (Fig. 174), welches Verhalten also dem Begriff eines Follikels nicht recht entspricht. An der Basis des Eis lagern sich die Epithelzellen anfangs unregelmässig, später jedoch in bestimmter Weise zur Bildung eines zelligen Stiels, welcher das Ei dauernd mit der Eierstockswand verbindet, und dem wohl mit die Ernährung des Eis obliegt (Fig. 174). Dadurch erlangt das Ovarium eine traubige Gestalt, zumal wenn die Eier grösser werden. Nach beendigtem Wachsthum gelangt das Ei wohl durch Einreissen des Stiels bezw. durch Auseinanderweichen seiner Zellen in die Eierstockshöhlung zurück.

Mit der für die Araneïnen geschilderten Form der Eibildung zeigt die von **Limulus** eine grosse Uebereinstimmung, wie sich aus den neueren Untersuchungen von Munson ergibt. Die Eiröhren, welche bei Limulus eine Art von Geflecht darstellen, werden im jugendlichen Zustand von einem aus ziemlich gleich grossen Zellen bestehenden Keimepithel und einer peritonealen Bekleidung gebildet (Fig. 175 *A*). Wenn sich einzelne

Zellen des Keimepithels vergrössern, so buchten sie sich als junge Oocyten über die Eiröhre vor und sind mit von der Tunica propria, sowie vom Peritonealepithel umgeben (Fig. 175 *A* und *B*); später bildet sich auch hier wie bei den Spinnen ein zelliger Stiel heraus (Fig. 175 *E*), welcher die Verbindung der nunmehr bedeutend vergrösserten Oocyte mit der Eiröhre vermittelt und an dessen Stelle späterhin die Entleerung des Eis in das Lumen des Ovariums erfolgt.

Hierbei ist noch zu erwähnen, dass an den Eiröhren von Limulus auch blosse Ausstülpungen des Epithels, die sog. leeren Follikel MUNSON's, gebildet werden, welche nach seiner Auffassung die Function haben, Nährsubstanz zu produciren, die wahrscheinlich später dem wachsenden Ei zu Gute kommt. Dieses macht nämlich einen beträchtlichen Theil seines Wachsthums nicht an seiner ursprünglichen Stelle in Verbindung mit den Epithelzellen, sondern vielmehr frei in der Eierstockshöhle liegend durch, wohin die Nährstoffe von den secernirenden Epithelzellen gelangt sind.

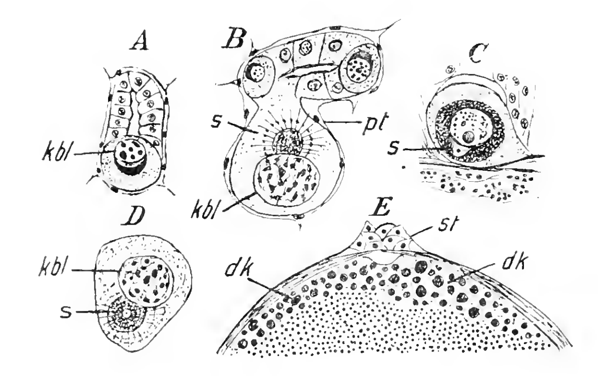


Fig. 175. Verschiedene Stadien der Eibildung von Limulus (nach MUNSON).
A u. *B* Schnitte durch junge Eiröhren mit Keimepithel bezw. Oogonien und jungen Oocyten, *C* u. *D* Oocyte, *E* Theil eines etwas älteren Eis.
dk Dotterkerne, *kbl* Keimbläschen, *pt* Peritonealhülle, *s* Sphäre, *st* Stiel des „Follikels".

Der bei den Araneïnen nur unvollkommen ausgebildete Follikel scheint bei anderen Arachnoïden, so bei den Scorpionen und auch bei Acarinen, eine bessere Entwicklung zu besitzen. Uebrigens kann er ebenfalls einen Stiel und in diesem eine Höhlung aufweisen. Auch bei den Myriopoden tritt ein aus ziemlich platten Zellen bestehender Follikel auf, der die gewöhnliche Entstehungsweise zeigt. Eine weit höhere Ausbildung als bei den genannten Arthropoden erlangt die folliculäre Eibildung bei den **Insecten**, indem hier dem Follikel ausser dem Schutz und der Ernährung der heranwachsenden Oocyte auch noch die Abscheidung der Schale zufällt. Wie bereits erwähnt, gehören die Insecten zu den Thieren, bei welchen ausser Follikeln auch noch Nährzellen gebildet werden; doch gilt das nicht für alle Insecten, indem die Apterygoten (ausser Campodea), die Orthopteren und Aphanipteren keine Nährzellen im Eierstock aufweisen.

In den sog. Eiröhren, welche das Insectenovarium zusammensetzen, befindet sich am blinden Ende ein Keimlager, von welchem sich die jungen Keimzellen abheben, indem sie gleichzeitig von den ebenfalls dort vorhandenen Epithelzellen umlagert werden (Fig. 213 *A* p. 357). Mit dem fortschreitenden Wachsthum werden die älteren Eier sammt ihrem Epithel vom Keimfach abgedrängt, und so entsteht allmälig eine Reihe hinter einander liegender Eifächer, gebildet von je einem Ei und dem umgebenden Follikelepithel (Fig. 213). Letzteres kann aus recht hohen Zellen bestehen, und da es sowohl die noch

recht jugendlichen wie auch die bereits älteren Oocyten allseitig umgibt, so muss es nothwendiger Weise deren Ernährung vermitteln.

Thatsächlich lässt sich beobachten, dass die Begrenzung der Epithelzellen gegen das Eiplasma undeutlich wird, weil hier jedenfalls eine starke Abscheidung von Nährsubstanz, allem Anschein nach in Form feiner Tröpfchen, stattfindet. Vielfach sieht man auch Wolken solcher zarter Partikel von bestimmten Stellen der Follikelwand gegen das Keimbläschen hin ziehen und dieses umlagern, welche Vorgänge wohl nur als ernährende aufgefasst werden können.

Ausser der ernährenden Function hat jedoch das Follikelepithel der Insecten, wie erwähnt, noch die Aufgabe, das Chorion abzuscheiden, und zwar tritt dieses als zartes cuticulares Häutchen an der Innenwand auf, um allmälig immer stärker zu werden, bis es die bei manchen Insecten sehr bedeutende Dicke, mehrfache Schichtung und die oft höchst characteristische, zierliche Oberflächenzeichnung erlangt hat (Fig. 136 *A* p. 276). Durch haarfeine oder gröbere, an der Innenfläche der zelligen Wand auftretende Protoplasmafortsätze enstehen die feinen Porencanäle oder Grübchen des Chorions, und auch die dasselbe durchbohrenden Mikropylcanäle werden auf diese Weise gebildet (Fig. 140 *C* p. 278). Mit vollendetem Wachsthum des Eis durchbricht dieses den Follikel an seinem hinteren Ende und gelangt auf diesem Wege in den Leitungsapparat; der zurückbleibende Follikel geht zu Grunde, ein sog. Corpus luteum bildend, welches allmälig resorbirt und durch den nachrückenden nächsten Follikel verdrängt wird; hierdurch ist dann die unterbrochene Verbindung mit dem Leitungsapparat wieder hergestellt.

Die vorstehende Darstellung bezieht sich auf die bei Weitem grössere Mehrzahl der Insecten, nämlich auf die Pterygoten, während bei den Apterygoten, speciell bei den Collembolen abweichende und vielleicht ursprünglichere Verhältnisse obzuwalten scheinen (Sommer 1885, Claypole 1898, Willem 1900). Das Keimlager befindet sich bei ihnen nicht am blinden Ende, sondern mehr in der Mitte des Ovariums und eine Differenzirung in Eiröhren ist entweder überhaupt nicht oder nur in beschränktem Maasse bemerkbar. Auffallender Weise besitzen die Thysanuren Eiröhren, welche auf einer höheren Ausbildungsstufe stehen und im Bau denjenigen der Pterygoten gleichen, obwohl die Ovarien gerade dieser Formen im Hinblick auf den gröberen Bau (segmentale Anordnung) ein ursprünglicheres Verhalten zu zeigen scheinen (Grassi 1888).

Vom blinden Ende der Insecten-Eiröhren geht der sog. Endfaden aus, dessen zelligen Inhalt man in denjenigen der Endkammer übergehen liess und so zur Eibildung in Beziehung brachte. Wenn nun das Keimlager wie bei den Collembolen in der Mitte und nicht am Ende des Ovariums liegt, eine Art Endfaden aber dennoch vorhanden ist, so können beide nichts mit einander zu thun haben. Uebrigens sind Endfaden und Endkammer auch bei den mit endständigem Keimlager versehenen Eiröhren der Thysanuren durch eine deutliche Grenze von einander getrennt, so wie dies entwicklungsgeschichtliche und histologische Untersuchungen auch für die pterygoten Insecten gezeigt haben, bei denen der Endfaden entweder durch die Form und Anordnung der Kerne oder auch durch eine besondere Scheidewand scharf gegen die Endkammer abgesetzt sein kann (Heymons 1892, Gross 1901, Fig. 214 p. 358).

Am Eifollikel der Insecten können Falten auftreten, die anfangs nur klein sind (Fig. 176 *A*), bald jedoch grösser werden und

sich bis in die Mitte des Eis erstrecken (Fig. 176 *B*). Es handelt sich hierbei offenbar um eine Oberflächenvergrösserung am Epithel zur besseren Ernährung des Eis, wofür auch das Vorhandensein einer besonders breiten Zone feinkörniger Dottersubstanz spricht, welche sich in directer Umgebung der Falten findet, während dieser das Epithel gewöhnlich begrenzende feine Dotterstreifen am übrigen Eirand weit schmäler ist. Mit dem fortschreitenden Wachsthum werden die Falten zurückgebildet und schwinden schliesslich ganz, wenn die

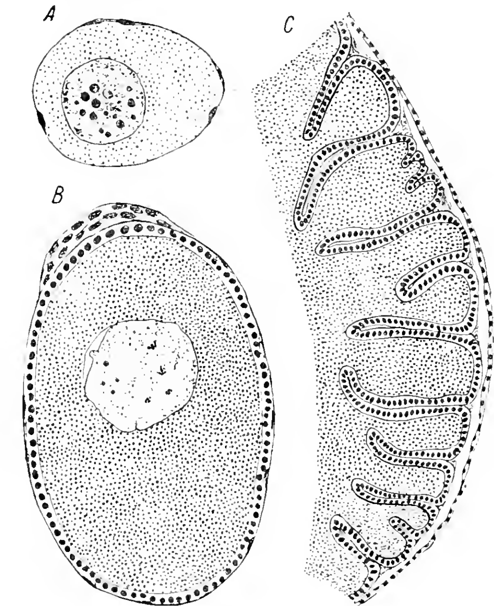


Fig. 176. Fig. 177.

Fig. 176. *A* u. *B*. Theil eines Längs- und Querschnittes durch Eifollikel von Rhizotrogus solstitialis mit den in den Dotter eindringenden Falten des Epithels (Original).

d Dotter, *f* Follikelepithel, *p* Peritonealhülle.

Fig. 177. Sepia officinalis. *A* u. *B* jüngere Ovarialeier, *C* Wandung eines älteren Follikels mit den Epithelfalten (nach Vialleton u. Ray Lankester).

Ausscheidung des Chorions erfolgt. Diese Beobachtung konnte neuerdings durch O. Rabes (1900) bestätigt werden.

c. Follikel mit Faltenbildung bei den Cephalopoden.

Die bei den Insecten anscheinend nur selten auftretende Faltenbildung am Follikel stellt bei den Cephalopoden das gewöhnliche Verhalten dar, wie Ray Lankester's Untersuchungen zeigten, und wie durch diejenigen späterer Autoren (Ussow, Vialleton) bestätigt wurde. Das junge Ei wird schon bald von einigen flachen Epithelzellen umlagert (Fig. 177 *A*), deren Zahl mit dem Grösserwerden des Eis alsbald zunimmt, ob durch Anlagerung neuer oder Vermehrung der bereits vorhandenen Zellen, ist ebenso schwer zu beobachten wie das Auftreten einer zweiten Zellenschicht in etwas späteren Stadien der Eibildung. Der Follikel des bedeutend gewachsenen und oval gewordenen Eis besteht nunmehr aus einer äusseren und einer inneren Zellenlage (Ussow's Theca follculi und Membrana granulosa, Fig. 177 *B*). Zwischen beiden Schichten breitet sich alsdann ein Geflecht von Blut-

gefässen aus, und diese dringen auch in die Falten ein, in welche die innere Zellenschicht sich nunmehr erhebt (Fig. 177 *C*); sie schickt erst niedere, später immer höher werdende Falten in das Ei-Innere, bis dieses fast ganz davon erfüllt ist, wodurch sich ein höchst eigenartiges Bild ergibt (Fig. 178), und zwar auch an der Oberfläche, von der aus die Falten ebenfalls bemerkbar sind. Das umfangreicher gewordene Ei buchtet sich nach innen, d. h. in die Gonadenhöhle, vor, so dass deren Innenwand eine traubige Beschaffenheit erhält; vermittelst eines zelligen Stiels bleibt der Follikel mit der Eierstockswand verbunden, durch ihn treten die Blutgefässe ein.

Dass die Faltenbildung, wie dies oben für die Insecten ausgesprochen wurde, zum Zweck der Oberflächenvergrösserung geschieht, um die Abscheidung von Nährmaterial zu verstärken, unterliegt bei den höchst dotterreichen Eiern der Cephalopoden wohl keinem Zweifel; auch wurde der Vorgang übereinstimmend von den Autoren derart aufgefasst. Zwischen den Falten sammelt sich der Nährdotter reichlich an, und zwar vertheilt er sich nicht im Ooplasma, sondern dieses wird sammt dem Keimbläschen von ihm gegen den spitzeren (animalen) Pol gedrängt (Ussow, Vialleton). Nach beendigter Absonderung von Dottermaterial soll dem Follikel noch die Abscheidung des Chorions zukommen, ähnlich wie dies weiter oben (p. 319) für die Insecten dargestellt wurde, und zwar geschieht die Bildung des Chorions nach Vialleton bereits, wenn die Falten des Follikelepithels noch vorhanden sind; erst mit dessen Zerreissen und der beendigten Eibildung würde ein Ausgleichen der Chorionfalten und Glätten seiner Oberfläche erfolgen. An der Stelle, wo die Mikropyle zur Ausbildung gelangt, zeigt der Follikel eine Verdickung, welches Verhalten ebenfalls mit dem der Insecten zu vergleichen ist. Ganz ähnliche Faltenbildungen kommen am Follikelepithel der Selachier vor und sollen weiter unten (p. 333) noch Erwähnung finden.

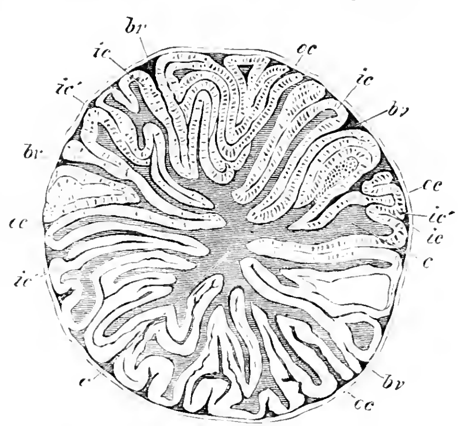


Fig. 178. Querschnitt eines Eierstockseis von Sepia (nach Ray Lankester aus Balfour's Handbuch).
br Blutgefässe, *c* Dotter, *ic* u. *ic'* gefaltetes Follikelepithel, *oc* äussere Follikelhülle.

d. Follikel und Testazellen der Ascidien.

Schon bei den Insecten und mehr noch bei den Cephalopoden erlangt der Follikel in Folge seiner regen Betheiligung an der Ernährung des Eis und der Schalenbildung eine grössere Complication, in noch weit höherem Maasse ist dies jedoch der Fall bei den Ascidien.

Aus dem Keimepithel des Ascidienovariums bilden sich die jungen Oocyten zunächst in der Weise heraus, dass sie sich nach aussen über die Wand des Ovariums vordrängen, und dabei einige Epithelzellen mit sich nehmen, die ihnen dann als erste Andeutung des Follikels aufliegen (Fig. 179 *a* u. *b*), bis sich diese Zellen unter Vermehrung

ihrer Zahl zu einer continuirlichen Lage zusammenschliessen. Dadurch kommt das Ei mit seiner zunehmenden Vergrösserung in eine Aussackung des Ovarialschlauchs zu liegen, welche mit diesem durch einen hohlen Stiel in Verbindung bleibt (Fig. 179 *c*—*f*).

Die Abgrenzung des Follikelepithels gegen den Eikörper scheint eine sehr unvollkommene zu sein; so kommt es, dass hier und da

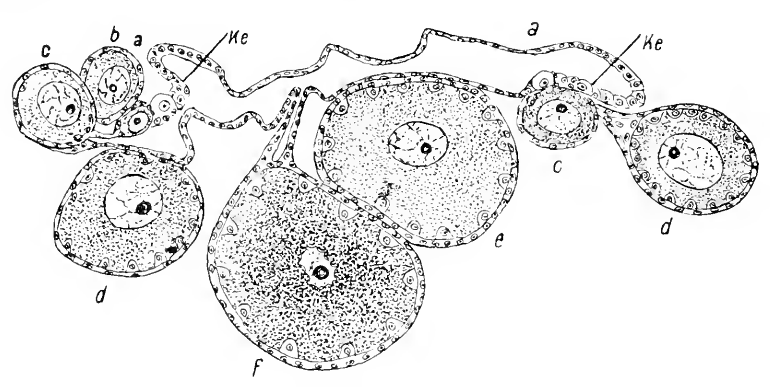


Fig. 179. Querschnitt eines Ovariums von Clavellina lepadiformis (nach Floderus).
ke Keimepithel, *a b c d e f* die auf einander folgenden Stadien in der Ausbildung der Eier und ihrer Follikel.

einzelne Zellen in die oberflächlichen Parthien des Eiplasmas hineinrücken und dann dem regelmässigen Epithel innen anliegen (Fig. 180 und 181 *A*). Dies sind die sog. Testazellen, deren Herkunft vom Ei selbst wiederholt behauptet und eingehend beschrieben wurde. Sie sowohl wie die Follikelzellen erfahren eine reichliche Vermehrung, und gleichzeitig werden sie umfangreicher, so dass schliesslich eine doppelte Zellenlage um das Ei gebildet wird (Fig. 179); die äussere besteht aus grösseren, regelmässig angeordneten, die innere aus kleineren, unregelmässig gelagerten Zellen (Fig. 181 *B* u. Fig. 738 *C* S. 1268 Spec. Theil I. Aufl.). Aussen auf dem Follikelepithel liegt eine structurlose Membran, die also den ganzen Follikel umgibt, und nach innen wird von den Follikelzellen eine ebenfalls structurlose Membran abgeschieden, welche folgerichtig als Chorion bezeichnet wird.

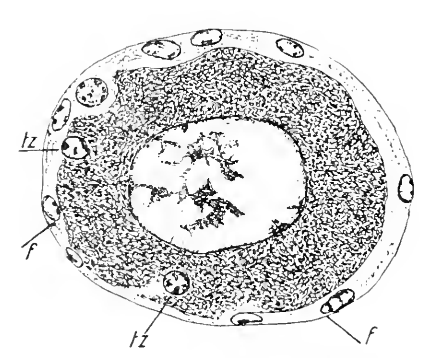


Fig. 180. Junges Ei von Distaplia occidentalis, vom Follikelepithel (*f*) umgeben und im Beginn der Bildung von Testazellen (*tz*), nach Bancroft.

Auffallend und wenig verständlich erscheint es, dass Autoren, welche die Testazellen vom Follikelepithel herleiten, das Chorion bereits vor deren Bildung vorhanden sein lassen (Floderus). Nach älteren und speciell auch nach den neueren Untersuchungen von Bancroft findet die Absonderung des Chorions erst nach der ziemlich beendeten Bildung der Testazellen statt.

Die Testazellen dringen vielfach tiefer in den Dotter ein und vertheilen sich in demselben; später gehen sie jedenfalls zu Grunde; soweit sie noch vorhanden sind, werden sie vor der Reife des Eis aus dem Dotter ausgestossen und liegen dann an der Peripherie in einer gallertähnlichen Schicht (Fig. 181 *B*), was aber in späteren Stadien noch deutlicher zum Ausdruck kommt. Die Bedeutung der Testazellen ist recht dunkel; vielleicht darf man dieselbe nach der sonstigen Aufgabe des Follikels auch hier mit der Ernährung des Eis in Verbindung bringen; jedenfalls haben sie nicht die ihnen früher zugeschriebene Bedeutung am Aufbau des Embryos (Bildung des Mantels, daher die Bezeichnung „Testazellen") Theil zu nehmen.

Nach dem Auftreten der Testazellen kommt noch eine dritte zellige Hülle um das Ei, und zwar ausserhalb des Follikelepithels, zur Ausbildung, indem sich letzteres in eine äussere, aus platten Zellen bestehende, und eine innere, aus grossen Zellen gebildete Lage differenzirt (Fig. 181 *B* u. Fig. 735 *C* Spec. Theil); man nimmt an, dass die ersteren durch Theilung der Follikelzellen ihren Ursprung nehmen.

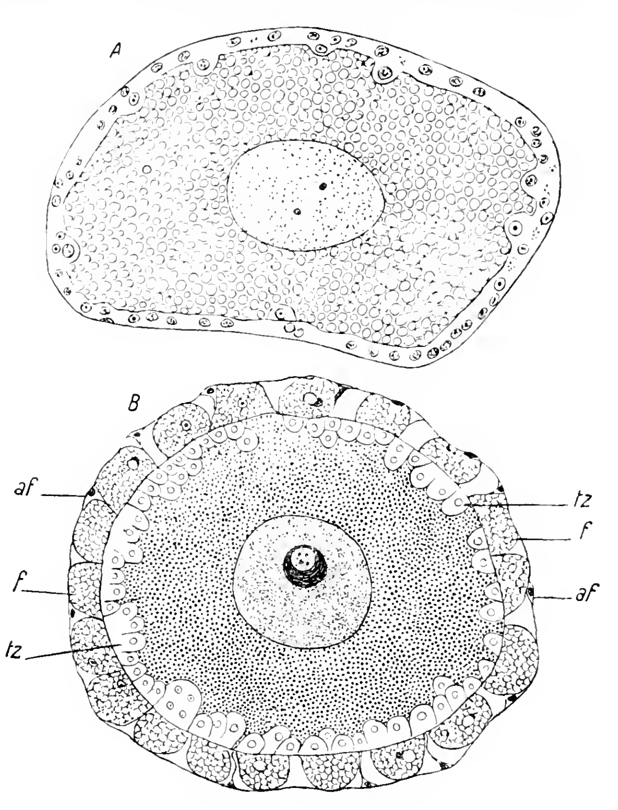


Fig. 181. *A* Ei von Styela rustica mit den in Bildung begriffenen Testazellen, *B* Ei von Ciona intestinalis mit der Testazellenschicht (*tz*), dem Follikelepithel (*f*) und der äusseren Follikelschicht (*af*), nach Floderus.

Wenn das reife Ei in die Höhlung des Ovariums zurücktritt, löst sich das äussere von dem inneren Follikelepithel los, und bleibt an Ort und Stelle liegen; es kann sich ein recht umfang- und zellenreiches Corpus luteum bilden, welches von Bancroft genauer beschrieben wird.

Die übrigen Hüllen bleiben am austretenden Ei haften, und bei denjenigen Ascidien, deren Embryonalentwicklung ausserhalb des Mutterthieres im Freien verläuft, wachsen die Zellen des inneren Follikelepithels papillenartig aus (Fig. 182), was dem ganzen Ei zusammen mit der schaumigen Structur dieser Zellen (Fig. 181 u. 182) ein sonderbares Aussehen verleiht. Man fasst dies als eine Vor-

richtung auf, um die frei schwimmenden Eier in der Schwebe zu erhalten.

Ueber die complicirten Vorgänge bei der Eibildung der Ascidien ist ausserordentlich viel geschrieben worden, und besonders hat die folliculäre oder oogene Herkunft der Testazellen dabei eine grosse Rolle gespielt. Wir schilderten die Vorgänge so, wie sie sich in Anknüpfung an die folliculäre Eibildung anderer Formen am wahrscheinlichsten darstellen und ungefähr den Ergebnissen der neueren Arbeiten von FLODERUS (1896) u. BANCROFT (1899) entsprechen, aber auch die von E. VAN BENEDEN u. JULIN, MORGAN, JULIN u. CAULLERY führten im Ganzen zu diesem Resultat, während M. v. DAVIDOFF bezüglich des Ursprungs der Testazellen auf einem anderen Standpunkt steht. Wir verweisen in dieser Beziehung auf die Ausführungen im Spec. Theil I. Aufl. p. 1267—69.

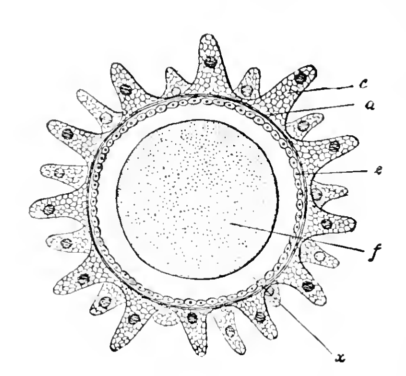


Fig. 182. Reifes Ei aus dem Oviduct von *Ascidia canina* (nach v. KUPFFER).
c Follikelzellen (Schaumzellen), *d* Chorion, *e* Testazellen, *f* Eizelle, *x* gallertige Aussenlage des Eis.

e. Die Eibildung bei den Vertebraten.

Die Eibildung der Vertebraten zeigt zwar nicht so complicirte Verhältnisse wie diejenige der Ascidien, weist aber doch immerhin mannigfache Complicationen auf. Dies lässt sich jedenfalls durch den zumeist enormen Dotterreichthum der Eier erklären, welcher eine reiche Versorgung des Ovariums mit Blutgefässen zur Ernährung der in den meisten Fällen recht grossen Eier bedingt.

Ein Verständniss der complicirten Vorgänge lässt sich aus dem Verhalten der primitiveren Formen unter den Wirbelthieren, vor Allem aber aus der Entwicklungsgeschichte der Ovarien selbst gewinnen, weshalb wir genöthigt sind, auch auf diese, soweit es erforderlich scheint, einzugehen. Vorausschicken lässt sich dabei schon hier, dass die Bildung des Keimepithels und damit der Eier und Ovarien mit dem peritonealen Epithel im Zusammenhang steht, wie dies schon bei früherer Gelegenheit erwähnt wurde (p. 307).

Amphioxus.

Aus einer früheren Darstellung (Spec. Theil I. Aufl. p. 1456 ff.) ist bekannt, dass bei Amphioxus durch Vergrösserung einiger im Cölomepithel gelegener Zellen an der vorderen ventralen Wand der Urwirbel die Genitalanlage entsteht (Fig. 890—898, BOVERI 1892. Spec. Theil). Durch rege Vermehrung der Zellen geht daraus ein Genitalsäckchen hervor, das anfangs solid erscheint, in dem jedoch später ein Hohlraum auftritt.

Indem die laterale Parthie des Säckchens sich durch Wucherung des Keimepithels und Ausbildung der Eier stark verdickt, die mediane Wand hingegen sehr dünn wird und schliesslich schwindet, soll das Organ die Form einer Schale annehmen, die sich übrigens mit ihrer Oeffnung so dicht an das anstossende Peritonealepithel anlegt, dass man in diesem

die Wand des Säckchens vor sich zu haben glaubt. Für uns kommen diese Vorgänge übrigens hier weniger in Betracht, und wir verweisen auf die von LEGROS (1896) im Anschluss an BOVERI (1892) von der späteren Entwicklung der Genitalorgane des Amphioxus gegebene Darstellung.

Die laterale Wand der Ovarien erfährt durch Faltung eine bedeutende Oberflächenvergrösserung, wobei das Keimepithel in Folge einer reichen Vermehrung seiner Zellen stark verdickt wird und allenthalben Eier zur Ausbildung gelangen (Fig. 183). Diese zeigen sich von einem flachen und spärlichen Follikelepithel umgeben, welches allem Anschein nach bei älteren Eiern noch mehr zurücktritt. Die ziemlich dotterarmen Eier des Amphioxus finden ihre Ernährung auch ohnedies, zumal das Ovarium von Blutgefässen recht reichlich durchzogen wird (Fig. 183).

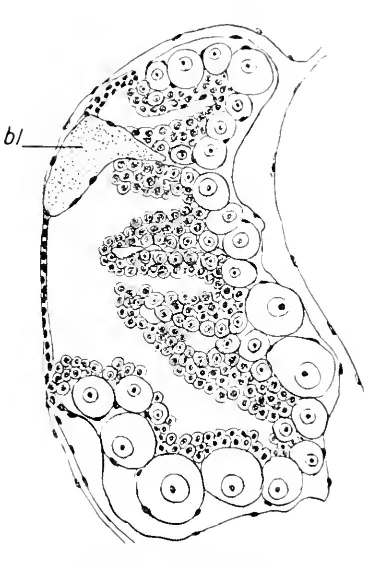


Fig. 183. Junges Ovarium von Amphioxus lanceolatus, *bl* Blutsinus (nach LEGROS).

Die Versorgung der Ovarien mit Blutgefässen zeigt, dass ausser den Keimepithelien auch noch Binde- und Stützsubstanzen in ihre Bildung eingehen, doch steht das Ovarium von Amphioxus im Vergleich mit den Wirbelthieren, bei welchen diese Theile des Ovariums eine beträchtliche Vermehrung erfahren, auf sehr einfacher Stufe, und dies ist im Grunde auch noch bei den Teleostiern der Fall, obwohl die massigere Entwicklung der Eierstöcke die Verhältnisse zunächst weniger einfach erscheinen lässt.

Teleostier.

Die Ovarien der Teleostier befinden sich in so fern im Gegensatz zu denjenigen der übrigen Wirbelthiere, als sie ein schlauch- oder sackförmiges Gebilde darstellen, aus welchem durch einen besonderen Ausführungsgang die Eier direct nach aussen geleitet werden, während diese sonst bei den Wirbelthieren zunächst in die Bauchhöhle fallen, um erst von hier aus in das Ostium tubae und durch den Eileiter nach aussen zu gelangen. Wie sich hierin ein wichtiger Unterschied in grob-morphologischer Hinsicht zu erkennen gibt, ist ein solcher auch in mehr histologischer Beziehung durch das Fehlen des Stromas und der dadurch bedingten einfacheren Form der Eibildung bei den Teleostiern gegeben (WALDEYER 1870, KOLESSNIKOW 1878, BROCK 1878, NUSSBAUM 1880, MAC LEOD 1881, HOFFMANN 1886, JUNGERSEN 1889).

Die erste Anlage der Ovarien besteht bei den Knochenfischen im Auftreten einzelner, grosser, mit umfangreichem Kern versehener Zellen im peritonealen Epithel der Bauchhöhle. Es liegt jedenfalls nahe, die Keimzellen auf das Peritonealepithel zurückzuführen, wie dies von Seiten verschiedener Autoren geschah, und wie es ja auch

für andere Wirbelthiere angenommen wird; doch ist gerade für die Knochenfische die Unabhängigkeit der Keimzellen von den Peritoneal- und den Körperzellen überhaupt (speciell durch NUSSBAUM 1880) angegeben worden, welche Annahme für Cymatogaster später eine ausführliche Bestätigung gefunden hat (EIGENMANN 1892 u. 1896). Bei diesem lebendig gebärenden Teleostier gelangen die Keimzellen bereits in den frühen Stadien der Furchung zur Sonderung, um auch weiterhin in diesem isolirten und indifferenten Zustand zu verbleiben, bis sie in späteren Stadien der Entwicklung in Verbindung mit dem Peritonealepithel die oben erwähnte Anlage der Keimdrüsen bilden. Während anfangs die Zahl der Keimzellen ziemlich constant blieb, tritt nunmehr eine rege Theilung derselben ein (EIGENMANN).

Durch reichliche Vermehrung der Keim- und Peritonealzellen erhebt sich die anfangs flache Genitalanlage der Teleostier leisten- oder bandförmig am medialen Rand der Urniere zwischen ihr und dem Mesenterium. Einzelne oder Gruppen von Keimzellen werden in die Tiefe gedrängt und von Peritonealzellen umwachsen; sie befinden sich jetzt in besonders reger Vermehrung. Eine Einwanderung fremder Gewebselemente in die Genitalfalte zur Bildung eines bindegewebigen Stromas soll nach JUNGERSEN in keiner Weise stattfinden, sondern alles später in ihr zur Ausbildung gelangende Gewebe (das bindegewebige Stroma, Blutgefässe, Muskulatur) soll von den Peritonealzellen selbst herrühren.

Auf dem Zustand der bandförmigen Genitalfalte können die Ovarien einiger Knochenfische, z. B. die der Muränoiden, zeitlebens stehen bleiben; die Eier fallen bei ihnen in die Bauchhöhle und werden durch einen hinter dem After gelegenen Genitalporus entleert. Bei den meisten Knochenfischen dagegen verlängern sich die Genitalfalten zur Bildung von Ausführungsgängen nach hinten; durch Aushöhlung dieser hinteren Verlängerungen und Verwachsen mit der Körperwand am Hinterende, bezw. Bildung einer Oeffnung nach aussen, entstehen auf diese Weise die Eileiter. Das Ovarium behält entweder seine Bandform (Argentina, Mallotus) oder wird (bei anderen Salmoniden) zu einem halb offenen Sack umgewandelt, oder endlich es wird zu einem vollständig geschlossenen Sack und verbindet sich dann fest mit dem Vorderende des Ausführungsganges, wie dies bei der grösseren Mehrzahl der Knochenfische der Fall ist und daher oben als Regel angegeben wurde. Auf die vom vergleichend-anatomischem Standpunkte aus wichtige Frage nach der Deutung dieser einzelnen Zustände der Genitalorgane und besonders des Zustandekommens der dauernden Verbindung zwischen Ovarium und Oviduct bezw. deren Vergleichung mit dem Müller'schen Gang anderer Wirbelthiere und seiner vorderen Oeffnung als Ostium tubae soll hier nicht eingegangen werden, doch schien uns ein Hinweis auf das anatomische Verhalten für das Verständniss der Entwicklung der Ovarien nothwendig. Im Uebrigen verweisen wir auf die citirten Originalarbeiten, welche diesen Gegenstand behandeln, besonders auf die von JUNGERSEN (1889) u. SCHNEIDER (1895).

Bei den Knochenfischen mit sackförmigen Ovarien erfolgt die Bildung dieses Sackes in der Weise, dass in der Genitalfalte eine tiefe Furche entsteht, deren Ränder sich zuerst vorn, dann hinten und zuletzt in der Mitte schliessen, wie dies eingehend von JUNGERSEN dargestellt, sowie bereits vorher von MAC LEOD angegeben und später der Hauptsache nach auch von SCHNEIDER bestätigt wurde, der bei Cobitis den Vorgang sehr anschaulich so darstellt, dass sich die

Genitalfalte stark krümmt, worauf sodann eine Verwachsung ihres freien Randes mit der Leibeshöhlenwand erfolgt. Hiernach ist also die Ovarialhöhle ein Theil der Leibeshöhle, und als solche vom peritonealen bezw. Keimepithel ausgekleidet. Bei der Ablösung fallen die Eier dann doch in einen, allerdings modificirten Abschnitt der Leibeshöhle, und in so fern bleibt die Uebereinstimmung mit den übrigen Wirbelthieren gewahrt. Die als Peritonealfalte entstandene ursprüngliche Flächengonade wird also secundär zur Sackgonade, freilich auf andere Weise, als deren Bildung sonst zu Stande kommt.

Die Eier der Teleostier gehen direct aus den Keim- oder Genitalzellen hervor, indem deren Kern und Protoplasma die bekannten Umwandlungen durchmacht: einzelne der in die Tiefe gerückten Peritoneal- oder Stromazellen (was nach der oben berührten Auffassung bei den Knochenfischen dasselbe sein würde) schliessen sich dem heranwachsenden Ei als Follikelzellen an; die Zahl der letzteren vergrössert sich mit dem Wachsthum des Eis, und sie bilden allmälig um dasselbe die „Membrana granulosa". Innerhalb des Ovariums sind die Eier so angeordnet, dass in der Nähe der Eierstockshöhle einzeln oder gruppenweise die Keimzellen, dagegen weiter von ihr entfernt die grösseren Eizellen gefunden werden (Fig. 184), was mit der oben besprochenen Entstehung des Ovariums durch Einfaltung und der Lagerung des Keimepithels an der jetzt zur inneren Auskleidung gewordenen Oberfläche der Genitalfalte zusammenhängt. Man sieht übrigens, dass der Bau eines solchen Knochenfisch-Ovariums ein recht einfacher ist, doch kann sich dasselbe auch complicirter gestalten, z. B. dadurch, dass sich, wie bei Lophius, taschenförmige Aussackungen bilden, deren Lumen mit der Ovarialhöhle communicirt; sie enthalten zuerst eine Anzahl der aus dem Ovarialepithel hervorgegangenen und unter diesem gelegenen Oocyten, bis eine derselben auf Kosten der anderen heranwächst, während diese allmälig degeneriren. Später gelangen die Eier aus den Taschen wieder in die mit einer schleimigen Substanz erfüllte Ovarialhöhle zurück (Fulton 1899).

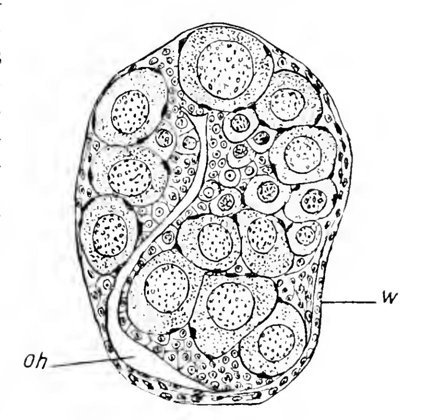


Fig. 184. Querschnitt eines Ovariums von Gasterosteus aculeatus (nach Jungersen). *oh* Ovarialhöhle, *w* Wand des Ovariums.

Ueber die Eihüllen der Knochenfische wurde bereits früher gesprochen (p. 273); ihre Natur und Bildungsweise, d. h. in wie weit sie vom Ei oder vom Follikel herrühren, ist noch nicht genügend klargestellt. Während der Oogenese soll sich bei manchen Knochenfischen eine jedenfalls vom Follikelepithel producirte Flüssigkeit in das Ei ergiessen, welche es zum Aufquellen bringt und sein Volumen bedeutend vergrössert (Fulton). Derartige und andere, an den Eihüllen getroffene Einrichtungen sind von Bedeutung für die Fähigkeit vieler Knochenfisch-Eier, pelagisch an der Oberfläche des Meeres zu treiben.

Nach dem Vorhergehenden braucht kaum besonders hervor-

gehoben zu werden, dass bei den Teleostiern die Urniere in keine Beziehung zur Anlage der Keimdrüsen tritt, während bei den übrigen Wirbelthieren von ihr aus epitheliale Stränge (als sog. Segmental-, Sexual- oder Markstränge) in die Anlage der Hoden bezw. Ovarien hineinwachsen, und offenbar eine gewisse Bedeutung, vielleicht auch für die Ausbildung der Geschlechtszellen, beanspruchen, da sie mit der Entstehung des Follikelepithels in directe Beziehung gebracht worden sind.

Selachier.

Wir schliessen hier zunächst die Eibildung der Selachier an, weil bei ihnen die Verhältnisse noch verhältnissmässig einfach liegen und schon durch die ausgezeichneten Untersuchungen von Semper (1875), H. Ludwig (1874) und Balfour (1878) geklärt worden sind. Auch bei den Selachiern zeigt die Urniere im weiblichen Geschlecht, um dies gleich zu erwähnen, keine Beziehung zur Anlage der Keimdrüse, während dies beim Männchen der Fall ist (Semper). Das Ovarium entsteht hier ebenfalls in Gestalt einer faltenförmigen Erhebung des Peritonealepithels (Fig. 185 *A*), welches später bei gewissen Formen nur an einer, der lateralen Seite, Keimepithel aufweist, während die mediale Seite aus gewöhnlichen kubischen Epithelzellen gebildet ist (Fig. 185 *B*). Beiderseits setzt sich das im Bereich der Falte höhere Epithel am Grunde derselben in das Plattenepithel der Leibeshöhle fort. Im Gegensatz zu den vorher bei den Teleostiern besprochenen Verhältnissen tritt hier von Anfang an zwischen den beiden Epithelblättern der Falte ein von ihnen durch eine deutliche Basalmembran getrenntes bindegewebiges Stroma auf (Fig. 185 *B—D*), welches allem Anschein nach in der Bildung der Genitalfalte eine wichtige Rolle spielt und bald ihre Hauptmasse ausmacht. Indem die Eier in das massige Stroma zu liegen kommen (Fig. 186), nimmt der Verlauf der Oogenese ein etwas anderes Bild an.

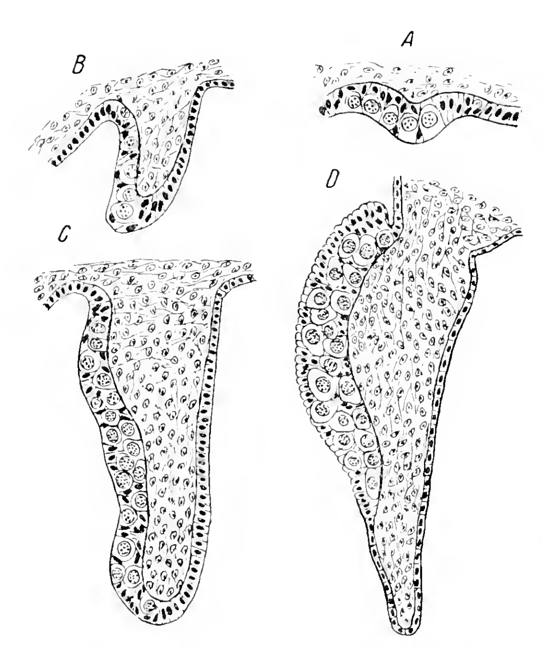


Fig. 185. Schnitte durch die Genitalfalte von Acanthias vulgaris (*A—C*) und Scyllium canicula (*D*) in verschiedenen Entwicklungsstadien (nach Semper und Balfour).
Auf der linken (lateralen) Seite das Keimepithel mit Keimzellen, zwischen den beiden Epithelblättern das bindegewebige Stroma, letzteres schematisch eingezeichnet.

Durch Vermehrung der Zellen des Keimepithels und Vergrösserung einzelner derselben, sowie durch Zusammendrängen aller dieser Zellen

entsteht der mehrschichtige Keimwall (Fig. 185 *C* u. *D*). Man hat jetzt schon das primitive Ovarium vor sich und erkennt, wie das Keimepithel den äusseren Zellenbelag desselben bildet, ein überhaupt für die Wirbelthiere characteristisches Verhalten, welches mit dem späteren Schicksal der Eier harmonirt, die nach erlangter Ausbildung aus der Tiefe wieder an die Oberfläche des Ovariums gelangen und in die Leibeshöhle ausgestossen werden, d. h. sich ebenso verhalten, wie die Eier primitiverer Thierformen, etwa der Anneliden, bei denen sie in der Continuität des peritonealen Epithels entstehen und von da direct in die Leibeshöhle fallen (vgl. oben p. 305).

Die Ausbildung der Eier erfolgt bei den Selachiern in der Weise, dass vom Keimepithel aus einzelne der sich immer mehr vergrössernden Keimzellen unter die Epithelschicht gedrängt werden, wobei kleinere Zellen sie begleiten, die sich noch innerhalb des Epithels oder auch nachher dicht an sie anlagerten (Fig. 186 *a* u. *b*); indem die Zahl dieser Zellen bedeutend zunimmt und sie das unterdessen beträchtlich gewachsene Ei dicht und in regelmässiger An-

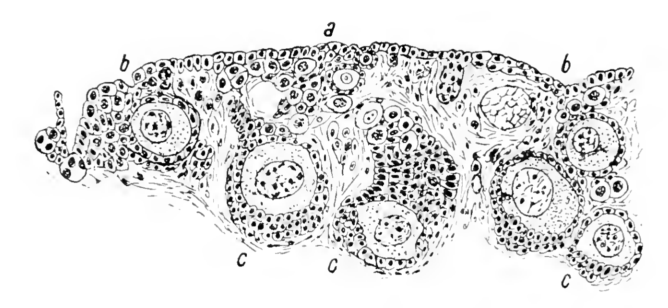


Fig. 186. Schnitt vom Ovarium eines jungen Weibchens von Scyllium stellare. Einwachsen der Keimstränge in verschiedenen Stadien (*a*—*c*), Beginn der Follikelbildung (nach Balfour).

ordnung umgeben, entsteht der Follikel (Fig. 186 *b* u. *c*), welcher in das Stroma eingelagert ist und zunächst noch mit dem Epithel durch einen zelligen Stiel verbunden sein kann (H. Ludwig, A. Schultz). Die Zahl der auf diese Weise im Eierstock gebildeten Follikel ist eine sehr grosse; indem sie sich in Menge anhäufen und Züge von Stroma zwischen ihnen verlaufen, ergibt sich der recht verwickelte Bau des Ovariums, welcher durch die im Stroma auftretenden und zur Ernährung der Eier dienenden Blutgefässe eine weitere Complication erfährt.

Wie dies bereits von den Teleostiern erwähnt wurde, ist auch hier bei den Selachiern nach den neueren Untersuchungen die Wahrscheinlichkeit ziemlich gross, dass die Keimzellen nicht durch Differenzirung von Zellen des Keimepithels entstehen, sondern schon früher, d. h. bereits vor der Ausbildung des Ovariums vorhanden sind. Solche Ureier („primitive ova") wurden schon von Balfour in der Region der späteren Keimdrüsen, aber auch ausserhalb derselben beschrieben. Freilich ist man zweifelhaft gewesen, ob man es in ihnen wirklich mit Geschlechtszellen zu thun hat, aber die nachherigen Untersuchungen von Rückert (1888), van Wijhe (1889) und Rabl (1896) scheinen dies doch zu bestätigen; besonders der letztgenannte

Forscher hat die Urkeimzellen bei jungen Selachierembryonen genauer studirt und sie bis dahin verfolgt, wo Balfour, Ludwig und Semper die jungen Keimzellen als solche erkannten, so dass ihr Uebergang in diese als ziemlich sicher angesehen werden darf. Ganz neuerdings wird diese Auffassung in sehr entschiedener Weise von Beard (1900) vertreten, welcher sich dabei auf Untersuchungen an Raja batis stützt. Danach werden die Keimzellen bereits während der Furchung gesondert und sind schon deutlich wahrnehmbar, wenn der Embryo als solcher noch nicht angelegt ist. Der Nachweis des Uebergangs dieser grossen und durch ihre Structur besonders ausgezeichneten Zellen, welche auch ausserhalb des Bereichs der Keimdrüsen-Anlage vorkommen, und die, wie erwähnt, bereits von den oben genannten Autoren beschrieben wurden, muss von Beard's ausführlicher Arbeit erwartet werden, die bisher noch nicht vorliegt. Wir werden auf diese frühe Differenzirung der Keimzellen und ihren Unterschied von den Somazellen weiter unten (p. 368 ff.) nochmals zurückkommen.

Im Vorstehenden erfuhr die Eibildung der Selachier diejenige Darstellung, welche sich uns aus den einander widerstreitenden Angaben der Autoren als die wahrscheinlichste ergab, besonders auch im Hinblick auf die entsprechenden Vorgänge bei den Wirbellosen, wenn ein solcher Vergleich erlaubt ist Auf die Controversen im Bezug der Entstehung der Ei- und Follikelzellen, deren Beziehungen zum Keimepithel, sowie die Art und Weise des Hineinwachsens der Follikel in das Innere des Ovariums oder auch das Durchdrungenwerden des Keimepithels von Seiten des vordringenden Stromas soll hier nicht eingegangen, sondern nur auf die citirte Litteratur (Semper, Ludwig, Balfour u. A.) hingewiesen werden. Dagegen ist noch hervorzuheben, dass bei der Eibildung der Selachier (und ähnlich verhalten sich jedenfalls auch andere Wirbelthiere) ausser der einen zum Ei sich ausbildenden Zelle noch andere, ungefähr gleich grosse Zellen in die Tiefe gedrängt werden oder noch nachträglich durch Theilung entstehen, welche nicht wie jene zur weiteren Entwicklung gelangen, sondern vielmehr zu Gunsten der einen offenbar von ihnen ernährten Zelle zu Grunde gehen (Balfour). Dies würde also eine Vereinigung von Nährzellen mit der folliculären Eibildung sein, wie wir sie in höherer Ausbildung noch in anderen Abtheilungen des Thierreichs kennen lernen werden (vgl. p. 356). Die in solchem Verhältniss zu einander stehenden, zu den sog. Zellnestern vereinigten Zellen sollten übrigens durch Theilung aus einander entstanden sein (Balfour). Der Auffassung, nach welcher die vom Keimepithel in die Tiefe rückenden Zellen noch die Fähigkeit der Theilung besitzen und auf diese Weise die „Zellnester" gebildet werden, wird man zustimmen müssen, während man die Herleitung des Follikelepithels von den Theilproducten dieser Keimzellen keinesfalls für wahrscheinlich halten kann (Semper, Ludwig, Balfour, C. K. Hoffmann 1886, Giacomini 1896).

Die vorstehende Darstellung der Eibildung bei den Selachiern war schon vor längerer Zeit niedergeschrieben, als die eingehende Untersuchung von A. H. Schmidt erschien, deren Hauptergebnisse wir noch nachtragen möchten; auch sie stellt sich in mancher Beziehung in Gegensatz zu den früheren Autoren. Die grossen Zellen (Ureier), welche in der Genitalregion, aber freilich auch ausserhalb derselben bei jungen Embryonen vorkommen, hat auch Schmidt beobachtet, hält aber die Frage, ob man es in ihnen mit Keimzellen zu thun hat, für ungelöst; immerhin

dürfte ein Theil dieser Zellen die Geschlechtsdrüse aufbauen. Jüngste Eizellen, also jedenfalls Oogonien, findet SCHMIDT sowohl zwischen dem oberflächlichen Epithel (Fig. 187 *A—D*) als auch im Innern des Stromas (Fig. 187 *E*), und aus dem letzteren Befund glaubt er schliessen zu müssen, dass sich bei jungen Thieren Eizellen auch ohne Betheiligung der oberflächlichen Epithelschicht ausbilden. Zweifellos liegen aber auch nach seinen Befunden die jungen Eizellen (Oocyten bezw. Oogonien) nicht nur im Epithel, sondern auch diesem dicht an (Fig. 187 *D*), so dass man durchaus den Eindruck hat, als ob sie die oberflächliche Schicht soeben verlassen hätten und aus ihr in die Tiefe gerückt seien.

Nach SCHMIDT ist eine Theilung der jungen Eizellen, die somit noch als Oogonien anzusehen wären, recht wahrscheinlich, da man oft zwei solche dicht neben einander liegend findet; dagegen sollen Zell-

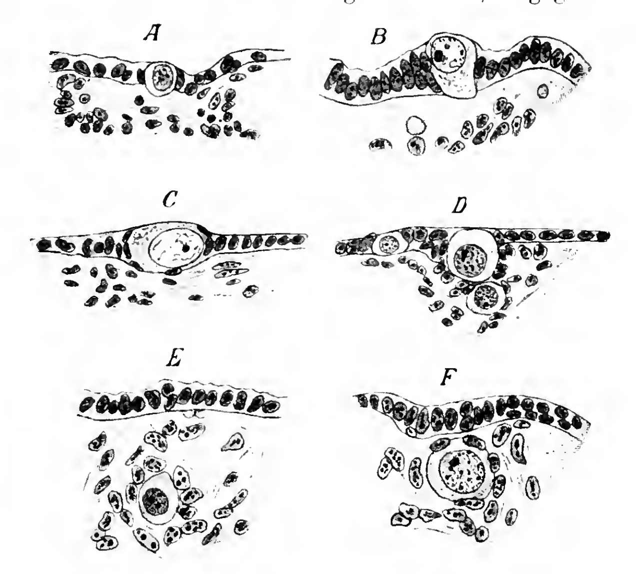


Fig. 187. Schnitte durch Theile von Ovarien verschiedener Selachier. Oocyten bezw. Oogonien in der oberflächlichen Schicht des Ovariums. *A* von Raja asterias, *B* von Acanthias vulgaris, *C* von Raja punctata, *D* junge „Eizellen", zum Theil innerhalb, zum Theil unter der oberflächlichen Epithelschicht von Raja asterias, *E* und *F* „Eizellen" unterhalb des oberflächlichen Epithels von Torpedo ocellata, in *F* von Follikelzellen umgeben (nach A. H. SCHMIDT).

fusionen, wie sie BALFOUR beschrieb, nicht vorkommen. Obwohl SCHMIDT LUDWIG's weiter oben erwähnte Art der Bildung der Eifollikel für unrichtig erklärt, so leitet er dieselben doch auf Epithelzellen zurück, und zwar auch dann, wenn die jungen Eizellen im Stroma liegen. Anfangs nur lose, später mehr gedrängt um sie herum liegende Kerne (Fig. 187 *E, F, C, D*) stellen die erste Anlage des Follikels dar, dessen Zellen sich durch mitotische, besonders aber durch amitotische Kerntheilung reichlich vermehren, wodurch dann die regelmässig gestalteten Follikel zu Stande kommen (Fig. 189 *A*). Die stielartige Verbindung der Follikel mit dem oberflächlichen Epithel, welche auf die Herkunft des ganzen Eifollikels vom Keimepithel hinwies (LUDWIG, A. SCHULTZ), wird von SCHMIDT ausdrücklich in Abrede gestellt; zwar sah er ähnliche Dinge und bildet sie auch ab, doch erklärt er sie auf andere Weise.

Obwohl SCHMIDT des Oefteren den Gegensatz betont, in welchem er sich in verschiedener Hinsicht zu seinen Vorgängern befindet, so lässt sich unseres Erachtens doch die von ihm beschriebene Form der Eibildung bei den Selachiern mit den früheren Schilderungen in Einklang bringen, d. h. Zurückführung der Oocyten bezw. Oogonien auf das Keimepithel bezw. auf die bereits in ihm gelegenen (grösseren) Keimzellen und ebenso der Follikelzellen; beiderlei Elemente sind im einen Falle schon früher, im anderen erst später in die Tiefe verlagert worden und haben sich entweder schon vorher oder erst nachher zur Bildung des Eifollikels zusammengefunden.

Mit dem weiteren Wachsthum des Eis vollziehen sich am Follikel des Selachiereis recht beträchtliche Umwandlungen. Zunächst erlangt das Epithel eine sehr regelmässige Anordnung, und stellt eine einschichtige Lage kubischer Zellen dar, welche bald höher werden (Fig. 188 *A*), so dass der Follikel dann aus einer Schicht dicht gedrängter prismatischer Zellen besteht (Fig. 188 *B*). Nach aussen ist das Follikelepithel von einigen, jetzt ebenfalls recht regelmässig angeordneten Zellschichten umgeben (Fig. 188 *B*), von welchen die innere jedenfalls bindegewebiger Natur, die äussere möglicher Weise auf Epithelzellen zurückzuführen ist (BALFOUR). Nach innen begrenzen das Follikelepithel die schon früher erwähnten, durch Differenzirung der oberflächlichen Dotterschichten entstandenen Membranen, Dotterhaut und Zona radiata (Fig. 188 *A* u. *B*). Es ist bemerkenswerth, dass die Dotterhaut bereits bei ganz jungen Eiern, auch vor der Follikelbildung, schon vorhanden sein kann, und dass sie früher als die Zona radiata zur Ausbildung gelangt. Beide Eihüllen erscheinen anfangs verhältnissmässig dick, während sie später mehr zurücktreten (Fig. 188 *A—C*).

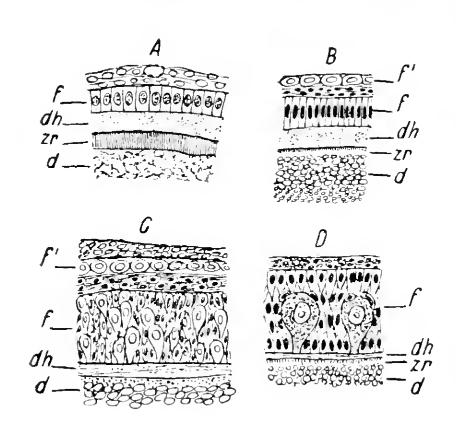


Fig. 188. Schnitte durch Eifollikel in verschiedenen Stadien der Ausbildung. *A—C* von Scyllium canicula, *D* von Raja (nach BALFOUR).

d Dotter, *dh* Dotterhaut, *f* Follikelepithel, *f'* secundäres (Follikel-)Epithel, *zr* Zona radiata.

Das bisher einschichtige Follikelepithel wird später mehrschichtig (Fig. 188 *A—C*), bis etwa fünf Zellenlagen über einander befindlich sind, nur da, wo das bei den älteren Eiern immer randständige Keimbläschen liegt, bleibt es einschichtig. Mit dem grösseren Wachsthum des Eis kehrt allmälig der ganze Follikel wieder in den einschichtigen Zustand zurück. So liegen die Verhältnisse bei den Squaliden, bei denen alle Follikelzellen ziemlich gleichartig ausgebildet oder doch nicht wesentlich von einander verschieden sind (Fig. 188 *C*), während bei den Rajiden zwischen den gewöhnlichen schmalen Follikelzellen solche von bedeutend grösserem Umfang auftreten (Fig. 188 *D*). Nach BALFOUR sind sie anfangs von flaschenförmiger Gestalt; jedenfalls kann man zwischen ihnen und den gewöhnlichen Follikelzellen alle Uebergänge beobachten, wie dies von SCHMIDT ein-

gehend beschrieben wird (Fig. 189 *A*). Andererseits können die grossen Zellen in einer Weise, und zwar in recht jungen Follikeln (Fig. 189 *B*), auftreten, dass von Uebergängen zu Follikelzellen nicht die Rede zu sein scheint; solche Zellen bieten eine geradezu auffallende Aehnlichkeit mit jungen Oocyten dar (Fig. 189 *B* u. *C*); ja, wie in diesen tritt auch in ihnen gelegentlich ein Dotterkern auf (Schmidt). Es liegt also nahe, sie auf die grossen Zellen des Keimepithels (die sog. Ureier) zurückzuführen und sie als „abortive Eizellen" (Oocyten) zu betrachten, die zu Nährzellen des Eis geworden sind. Ueberhaupt darf man wohl annehmen, dass diese grossen Zellen zur Ernährung des Eis in Beziehung stehen, wie dies schon von Seiten Balfour's und Giacomini's geschah. Auffallend ist dabei nur, dass gerade die Squaliden trotz ihrer grösseren und dotterreicheren Eier dieser besonders differenzirten Follikelzellen entbehren oder sie doch längst nicht in so typischer Form zur Ausbildung bringen. Wir werden eine ähnliche Vergrösserung der Follikelzellen auch bei den Reptilien kennen lernen (Fig. 194 p. 338).

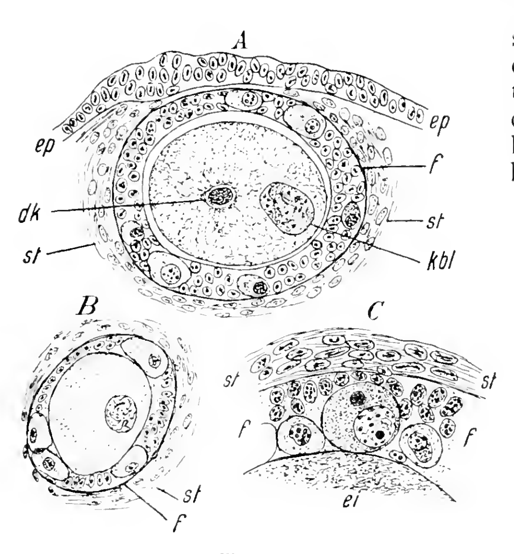


Fig. 189.



Fig. 190.

Fig. 189. *A* Schnitt durch einen Follikel und das oberflächliche Ovarialepithel von Torpedo ocellata, *B* von Raja clavata, *C* Follikelepithel mit kleinen und grossen Zellen von Torpedo ocellata (nach A. H. Schmidt).

dk Dotterkern, *ei* Ei, *ep* Ovarialepithel, *f* Follikelepithel, *kbl* Keimbläschen, *st* bindegewebiges Stroma.

Fig. 190. Querschnitt eines Eifollikels von 12 mm Durchmesser von Myliobatis, mit zahlreichen Falten der Wandung (nach Giacomini).

Uebrigens können die Umbildungen, welche der Follikel zur Hervorbringung des sehr dotterreichen Eis der Selachier erfährt, noch weiter gehen, indem (bei Torpedo, Trygon und Myliobatis) Follikelepithel und Theca Falten bilden, die anfangs nur niedrig sind, sich jedoch bald mehr erheben und tief in das Ei bis gegen dessen Mitte vordringen (Fig. 190), wobei sie nur die von der Keimscheibe eingenommene Parthie freilassen (Leydig, Schultz, Giacomini, Schmidt). Mit der endgültigen Ausbildung des Eis werden diese Falten wieder zurückgebildet. Gewiss möchte man auch dieses Verhalten mit der besseren Ernährung der Eier in Beziehung bringen,

und es muss ebenfalls als recht auffallend bezeichnet werden, dass eine solche Einrichtung bei den mit besonders grossen Eiern versehenen Squaliden nicht gefunden wird. Eine ganz ähnliche Erscheinung wie die zuletzt erwähnte wurde bereits vom Eifollikel der Cephalopoden (Fig. 177 p. 320) und als Ausnahme von demjenigen der Insecten beschrieben (Fig. 176 p. 320).

Ueber die secundären Eihüllen der Selachier wurde schon früher (p. 282) gesprochen.

Amphibien.

Während bei den Selachiern das Ovarium allem Anschein nach ganz unabhängig von einer Betheiligung der Urniere entsteht, und deren Derivate jedenfalls in keiner Weise zur Eibildung in Beziehung treten,

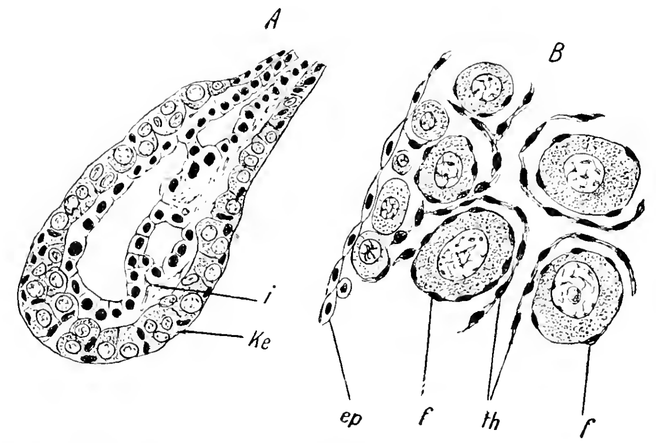


Fig. 191. Querschnitte durch ein sehr junges (*A*) und einen Theil eines älteren Ovariums (*B*) von Pelobates fuscus (nach Gemmill).

ep Epitheliale Wand des Ovariums (Peritonealepithel), *f* Follikelepithel, *i* Innenepithel des Eierstocks (von den Sexualsträngen herrührend), *ke* Keimepithel, *th* Theca (äussere Follikelhülle).

liegen bei den Amphibien die Verhältnisse in so fern weit verwickelter, als sich schon sehr früh epitheliale Stränge der Urniere mit der Ovarialanlage verbinden sollen (Hoffmann 1886, Semon 1891, Gemmill 1896). Diese letztere stellt in frühesten Stadien einen neben der Urniere gelegenen Längsstreifen von Keimepithel dar, welcher sich alsbald zur Genitalfalte erhebt, wie dies bei Urodelen, Anuren und Ichthyophis beobachtet wurde. Die Genitalfalte zeichnet sich durch den Besitz jüngerer und älterer Keimzellen, sowie besonders dadurch aus, dass in ihr gar kein oder doch nur verschwindend wenig bindegewebiges Stroma vorhanden ist und somit bei den Amphibien im Gegensatz zu anderen Wirbelthieren ganz ähnliche Verhältnisse vorliegen, wie wir sie bei den Teleostiern kennen lernten. Dieser zunächst sehr einfache Bau der Genitalfalte geht jedoch recht bald verloren, indem nach der Darstellung der genannten Autoren von der Urniere her die erwähnten „Sexualstränge" in sie einwuchern. Durch Auseinanderweichen der Zellschichten entstehen Hohlräume, die epithelartig mit dem von der Urniere stammenden

Gewebe ausgekleidet werden (Fig. 191 *A*). Anfangs sind mehrere solche Hohlräume vorhanden, so dass das Innere der Keimdrüse ein schwammiges Aussehen gewährt; durch Schwinden der trennenden Wände fliessen die Hohlräume jedoch zu einer einzigen weiten Höhle zusammen, deren Wand auf die oben erwähnte Weise vom Epithel der Sexualstränge bekleidet wird (Hoffmann, Gemmill). Das Ovarium stellt also einen platten Sack dar, dessen Wand von zwei Epithelblättern gebildet wird (Fig. 191 *A*), zwischen denen später die Eier liegen. Dieser Ovarialsack wird durch eine im Querschnitt (Fig. 191 *A*) stielartig erscheinende, verschmälerte Parthie an der Leibeswand befestigt.

In einer ganz neuerdings erschienenen Publication von Bouin (1900), welche in sehr eingehender Weise sowohl die Anlage und Differenzirung der Ovarien wie auch die Bildung der Eier behandelt, wird die Antheilnahme von Zellsträngen, die von der Urniere herstammen, direct in Abrede gestellt; nach Bouin's Darstellung rühren jene Stränge vielmehr von Mesenchymzellen her, welche durch den Stiel in die junge Keimdrüse hineindringen und jene Zellstränge bilden. Die Anlage der Keimdrüse besteht aus grösseren und kleineren Zellen (Ureiern, Keimepithel, Fig. 192 *A*): es treten dann die erwähnten Mesenchymzellen auf, deren Zahl bald eine recht beträchtliche wird (Fig. 192 *B*); die weiteren Umwandlungen des Ovariums würden mit den früher geschilderten ungefähr übereinstimmen (Fig. 192 *C*).

Die Entstehung der Eier ist bei den Amphibien wiederholt untersucht worden, ausser von den bereits genannten Autoren noch von Waldeyer, Goette, Leydig, Spengel, Kolessnikow, Nussbaum, O. Schultze u. A. Die von den Autoren als Ur- oder Primordialeier bezeichneten Keimzellen unterliegen einer lebhaften mitotischen Theilung, und rücken einzeln oder gruppenweise in die Tiefe, im letzteren Fall die Zellnester bildend, deren einzelne Zellen durch Theilung aus einander entstanden sein können.

Bezüglich der Umwandlung der Keimzellen in die Oocyten bestehen bei den Amphibien dieselben Gegensätze in den Ansichten der Autoren, welche bereits früher betont wurden. Während von der einen Seite der directe Uebergang der das Keimepithel bildenden Peritonealzellen in die Keimzellen angegeben wird (Leydig, Hoffmann u. A.), wird von anderer Seite in sehr entschiedener Weise ein Gegensatz zwischen Epithel- und Keimzellen betont, welche letzteren sich von Anfang an von den Epithelzellen stark unterscheiden sollen (Nussbaum). Von den Zellen eines „Nestes“ hat man angenommen, dass sie zur Bildung eines Eis verschmelzen (Goette), oder dass eine davon sich vergrössere und zum Ei werde, die anderen aber zu Grunde gehen und wohl zur Ernährung der Oocyte aufgebraucht werden; auch zu Follikelzellen liess man die übrigen Zellen eines Zellnestes sich umbilden (Hoffmann, Gemmill). Nach dem letztgenannten Autor kommt es übrigens nicht selten vor, dass zwei, drei und vier Eier aus ein und demselben Zellnest entstehen. Das letztere Verhalten spricht für die Richtigkeit derjenigen Anschauung, welche die Eier auf einzelne, gleichviel ob isolirte oder gruppenweise vereinigte Keimzellen zurückführt und die übrigen Zellen einer solchen Gruppe als „abortive Eizellen“ (Nährzellen) ansieht.

Wir neigen der Ansicht zu, dass die Eier der Amphibien aus den in die Tiefe gerückten Keimzellen (vielleicht unter Beihilfe von Nährzellen) entstehen, während das Follikelepithel von den gleich-

zeitig in die Tiefe verlagerten Epithelzellen herrührt, welche unter reichlicher Vermehrung die Oocyte als sog. Tunica granulosa umgeben (Fig. 191 *B, f*). Im Wesentlichen stimmt diese Auffassung mit derjenigen überein, welche in der oben erwähnten Arbeit von BOUIN vertreten wird.

Nach BOUIN sind die Zellen des peritonealen Epithels an der Lieferung der Urkeimzellen betheiligt. In der noch sehr jungen Keimdrüse finden sich „Ureier“ und kleinere Epithelzellen (Fig. 192 *A*). Auch die ersteren machen noch mehrfache Theilungen durch; es kommen dadurch sowohl an der Oberfläche wie unter dieser und im Innern des Ovariums die zwei oder mehreren neben einander gelegenen Keimzellen („Zellnester“) zu Stande (Fig. 192 *C*). Das Ei entsteht keinesfalls durch Vereinigung

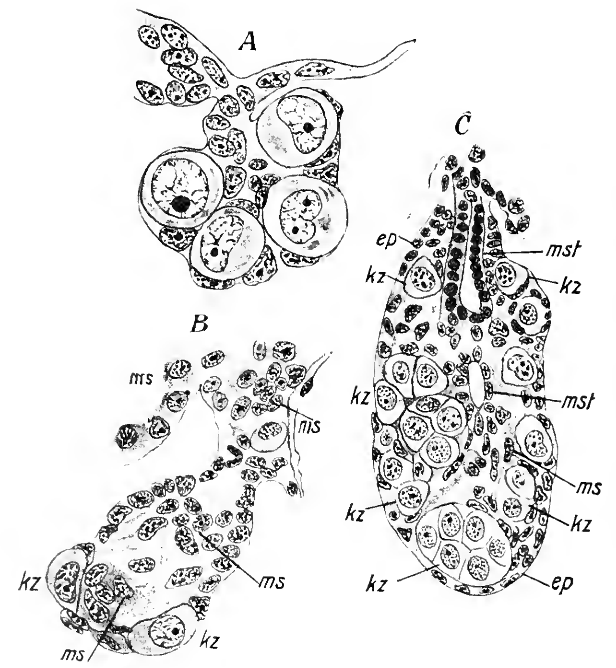


Fig. 192. Junge Keimdrüsen von Rana temporaria (nach BOUIN).
A aus einer Larve von 20 mm mit 4 „Ureiern“ und umgebenden Epithelzellen, *B* Larve von 26 mm mit „Ureiern“, Keimepithel und mesenchymatischen Zellen, *C* Larve von 35 mm mit Keimzellen, die einzeln und in Nestern angeordnet sind; Keimepithel und mesenchymatischem Gewebe, welches die Markstränge bildet bezw. schon epithelartig um die Hohlräume angeordnet ist.
ep Epithel, *kz* Keimzellen, *ms* Mesenchym, *mst* Markstränge.

mehrerer Zellen im Sinne früherer Autoren, sondern geht nur aus einer Zelle des Nestes hervor, während die anderen zur Rückbildung gelangen und gewiss zu Gunsten der heranwachsenden Oocyte verwendet werden.

Schon an die „Ureier“ legen sich einzelne Zellen des Keimepithels dicht an und deuten dadurch einen primitiven Follikel an (Fig. 192 *A*—*C*); bald vermehren sie sich reichlich und umgeben nicht nur das ganze Zellennest, sondern dringen auch zwischen dessen einzelne Zellen ein, um schliesslich den definitiven Follikel in der Umgebung der Oocyte zu bilden.

Das Eierstocksei wird später noch von einer zweiten, äusseren Hülle, der Theca folliculi, umgeben, und diese entsteht dadurch, dass der Eifollikel bei seinem weiteren Wachsthum in den Hohlraum des Ovariums vorspringt und dabei das ihn auskleidende Epithel (Fig. 191 *B*) vor sich her drängt, worauf sich dieses allmälig als

äussere Hülle um den Follikel legt. Die Hüllen dienen nur der Ernährung bezw. dem Mechanismus der Ausstossung der Eier, denn die einzige (und nicht, wie gelegentlich angegeben, doppelte) Eihaut ist offenbar eine vom Ei selbst gebildete, also eine Dotterhaut (O. SCHULTZE 1887).

Da sich die heranwachsenden Eifollikel stark in die Eierstockshöhle vorbuchten, so gewinnt die Innenfläche des Ovarialsackes ein traubiges Aussehen, ähnlich der äusseren Oberfläche eines Vogeleierstocks, während hier die Aussenfläche ziemlich glatt erscheint. Von den ebenfalls hohlen, sackförmigen Ovarien der Knochenfische unterscheiden sich die der Amphibien dadurch, dass ihre Höhlung nicht dem Cölom entspricht und die Eier nach aussen in die Bauchhöhle gelangen, um hier von den Tuben aufgenommen zu werden.

Reptilien.

Bei den Reptilien wurde die erste Anlage der Keimdrüsen von BRAUN zu beiden Seiten des Mesenteriums als ein Streifen verdickten Peritonealepithels aufgefunden, der sich alsbald zur Genitalfalte erhebt (Fig. 193 *A*), und nunmehr wie bei den Selachiern die Betheiligung eines reichlichen Stromas erkennen lässt (BRAUN 1878, C. K. HOFFMANN 1889). Dieses wird jedoch später zum grossen Theil verdrängt, indem von der Basis der Genitalfalte die von der Urniere herkommenden Segmentalstränge in sie ein- und bis unter das Keimepithel vordringen. Dabei verwischt sich die Grenze zwischen dem Keimepithel und Stroma; da schon vorher einzelne Keimzellen in dieses letztere versenkt zu werden begannen, so dringen sie jetzt auch in die Segmentalstränge ein oder werden von ihnen umwachsen.

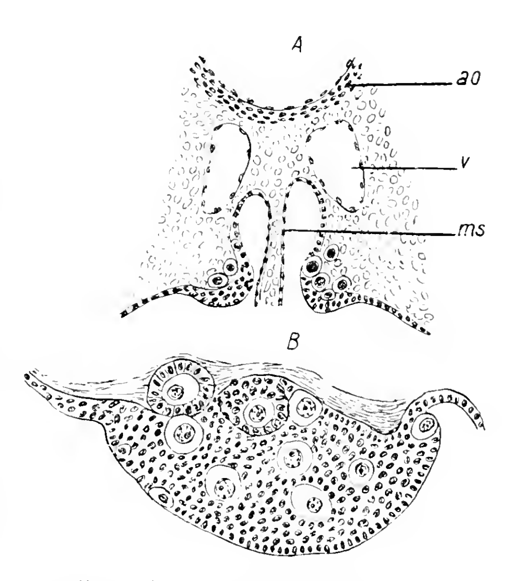


Fig. 193. *A* Die Genitalfalten, *B* Keimlager von Lacerta agilis, letzteres mit jungen, in Bildung begriffenen Follikeln (nach M. BRAUN). *ao* Aorta, *v* Cardinalvene, *ms* Mesenterium.

Bisher liess sich nicht feststellen, ob man es mit der Anlage eines Ovariums oder Hodens zu thun hat; doch wird dieses indifferente Stadium dadurch aufgegeben, dass die Segmentalstränge sich aushöhlen, und auf diese Weise schliesslich zu den Hodencanälen umwandeln, in denen man noch jetzt und dauernd die (vorher in die Segmentalstränge verlagerten) Keimzellen, die Ureier der Autoren, findet. Derartig verhält sich die junge Keimdrüse also im männlichen Geschlecht, um dies gleich hier zu erwähnen. Handelt es sich um ein Ovarium, und zwar von Eidechsen (speciell Lacerta nach

Braun), so sollen die Segmentalstränge nach gelöster Verbindung mit dem Keimlager zu Grunde gehen, und bei den Schlangen (Tropidonotus) sollen nach Braun überhaupt nur beim Männchen, nicht aber beim Weibchen Segmentalstränge in die Keimdrüsenanlage eintreten, so dass in beiden Fällen die Derivate der Urniere nicht am endgültigen Aufbau des Eierstocks betheiligt sein würden, ganz ähnlich wie dies früher vom Ovarium der Selachier hervorgehoben wurde. Nach diesem Sachverhalt ist von einer Betheiligung der Segmentalstränge an der Eibildung offenbar keine Rede, obwohl dieselben anfangs in sehr nahe Berührung mit den Keimzellen kommen können. Thatsächlich scheint auch die Follikelbildung schon sehr früh, nämlich, wenn die jungen Oocyten noch innerhalb des Keimepithels liegen, zu beginnen (Fig. 193 *B*). Um eine sich stark vergrössernde Zelle ordnen sich kleinere Zellen radiär an, und der junge Follikel löst sich allmälig vom Keimepithel los, um in das bindegewebige Stroma hineinzurücken (Fig. 193 *B*).

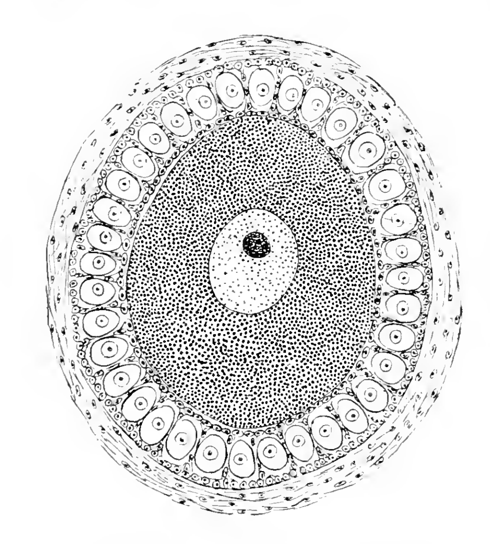


Fig. 194. Eierstocksei eines einjährigen Weibchens von Lacerta agilis, mit der mehrschichtigen Granulosa und umgebendem Bindegewebe (nach C. K. Hoffmann).

Anfangs besteht der Follikel nur aus verhältnissmässig wenigen Zellen, später nimmt deren Zahl erheblich zu, und schliesslich zeigt sich das bedeutend gewachsene Ei von einem mehrschichtigen Follikel umgeben (Fig. 194). Man kann kleinere und grössere, recht regelmässig angeordnete Zellen unterscheiden, von welchen die letzteren, sehr protoplasmareichen und mit grossem Kern versehenen Zellen wohl ganz besonders an der Ernährung des Eis betheiligt sein dürften. Ein ganz ähnliches Verhalten lernten wir schon bei der Eibildung der Selachier kennen, bei denen ebenfalls sehr grosse Follikelzellen zwischen kleine eingelagert sind (Fig. 189 p. 333). — Die älteren Follikel buchten sich über die Wand des Eierstocks vor und verleihen diesem ein traubiges Aussehen, was besonders nach der Ventralseite zu der Fall ist, wo sich das Ovarium von einem platten Epithel überzogen zeigt, während das Keimepithel sich an seine Dorsalseite in die Nähe des Aufhängebandes zurückgezogen hat. Bezüglich der weiteren Ausgestaltung der Eier und ihrer Hüllen sei auf die Vögel verwiesen, bei denen sehr ähnliche Verhältnisse obwalten.

Vögel.

Für die Vögel ist durch die grosse Zahl der vorhandenen Untersuchungen die Frage nach dem Ursprung der Eier bezw. der verschiedenen Elemente, welche das Ovarium zusammensetzen, leider

nicht in entsprechender Weise geklärt worden, doch darf man mit einiger Sicherheit annehmen, dass die Verhältnisse sehr ähnlich liegen, wie sie bereits für die Reptilien dargestellt wurden. Am Aufbau der Keimdrüsen nehmen auch hier jedenfalls die von der Urniere ausgehenden Sexual- oder Segmentalstränge Theil, doch sind sie offenbar nur für die Hoden von bleibender, für die Ovarien hingegen von vorübergehender Bedeutung: ihre Betheiligung an der Bildung des Follikelepithels, welche gelegentlich behauptet wurde, kann nicht als wahrscheinlich bezeichnet werden (Waldeyer 1870, Semon 1887, Mihalcovics 1885, Janosik 1891, Hoffmann 1892 u. A.).

Eine Behandlung der betreffenden Streitfragen, welche sich vor Allem auf die Betheiligung der Urniere, die Differenzirung der Keimzellen und die Entstehung der Follikel beziehen, würde hier zu viel Raum in Anspruch nehmen, ohne doch zu einer Klärung zu führen. Wir verweisen deshalb auf die angezogenen Originalarbeiten und besonders auf die zusammenfassenden Darstellungen von Semon (1887) und Born (1894).

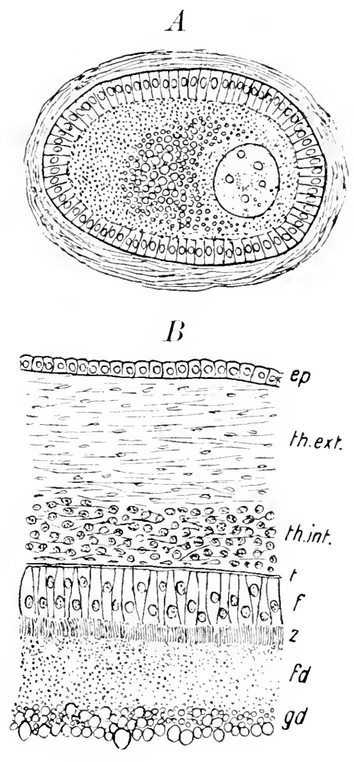


Fig. 195. *A* Junger Follikel eines Taubeneierstocks mit dem Keimbläschen und den zuerst auftretenden Dotterkugeln. *B* Schnitt durch die Wandung eines 4 mm grossen Hühnerfollikels (nach Waldeyer).

ep Ovarialepithel, *f* Follikelepithel, *fd* feiner Dotter, *gd* grober Dotter, *t* Tunica propria, *th. int.* Theca folliculi interna, *th. ext.* Theca folliculi externa, *z* Zona radiata.

Wenn die Keimzellen noch innerhalb des Keimlagers (an der Oberfläche des jugendlichen Ovariums) oder unterhalb der Epithelschicht sich vergrössert und mit kleineren Epithelzellen zur Bildung des Follikels umlagert haben (Hoffmann), wird das indifferente Stadium der Keimdrüse verlassen, und die Follikel wachsen zu bedeutenderem Umfang heran. Die Follikelzellen ordnen sich in einschichtiger Lage eines regelmässigen Cylinderepithels an, und es beginnt die Absonderung des massigen Dotters; der eine mit seiner Bildung im Zusammenhang stehende Schichtung erkennen lässt (Fig. 195 *A*). Mit dem weiteren und bei der enormen Grösse des Dotterleibs sehr beträchtlichen Wachsthum des Follikels muss sich die Zahl seiner Epithelzellen bei den Vögeln ganz besonders reichlich vermehren. Der in das Stroma eingelagerte Follikel wird von einer ebenfalls sehr zellenreichen bindegewebigen Hülle umgeben (Fig. 195 *B*), die durch eine Art Basalmembran oder Tunica propria des Follikelepithels von diesem getrennt wird, und sich in eine innere mit grösseren, dichter gedrängten Kernen versehene, sowie in eine äussere Schicht sondert, in welcher die Zellen mehr gestreckt erscheinen (Theca folliculi interna und externa, Fig. 195 *B*). In der bindegewebigen Hülle des

Follikels kommt es zur Ausbildung von Gefässen. Die Follikel haben sich jetzt bedeutend vergrössert und nach aussen vorgebuchtet, und da ihrer eine grosse Zahl in verschiedenen Ausbildungszuständen vorhanden sind, verleihen sie dem Ovarium das für den Vogeleierstock so characteristische traubige Aussehen. Ueber die an der Innenfläche des Follikelepithels beobachtete Zona radiata sind sehr verschiedene auf die Bildung des Dotters, wie auch der Eihaut bezügliche Ansichten geäussert worden; zur Zeit fasst man die den Dotter umgebende Hülle als Dotterhaut, nicht als Chorion auf. Das den Eierstock verlassende Ei ist nur von der Dotterhaut umgeben.

Nach dem Austritt des Eis fällt der vorher so umfangreiche und die Eierstockswand stark vorbuchtende Follikel zusammen, die zurückbleibenden Theile, besonders das Follikelepithel (die sog. Granulosa) und die bindegewebige Follikelhülle mit ihren Gefässen bilden das

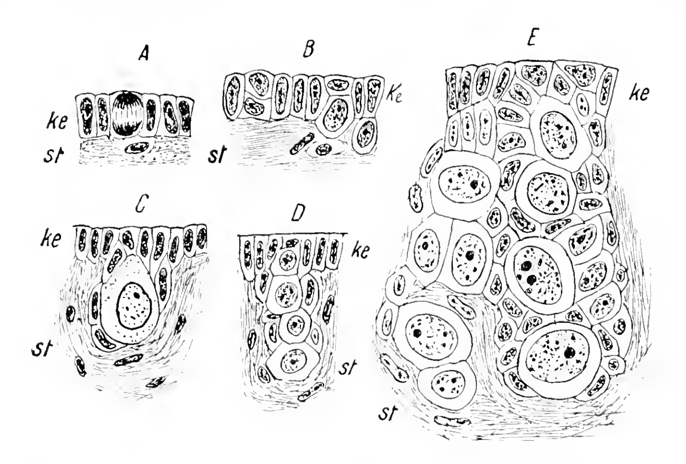


Fig. 196. *A*—*E* Schnitte vom Ovarium des neugeborenen Kaninchens (nach Bühler). *ke* Keimepithel, *st* Stroma des Eierstocks.

Corpus luteum, indem sie anfangs bedeutend wuchern, später jedoch unter Eintritt zahlloser Leucocyten ein Zerfall eintritt, der schliesslich zu allmäliger Resorption führt. Die späteren secundären Hüllen (das Eiweiss und die Kalkschale) des Vogeleis werden bekanntermaassen von verschiedenen, mit Drüsen reich versehenen Parthien des Eileiters geliefert.

Säugethiere.

Von den Säugethieren ist angegeben worden, dass sie sich bezüglich ihrer Eibildung in so fern recht verschiedenartig verhalten sollen, als bei einigen der darauf hin untersuchten Arten die Derivate der Urniere (als Sexual- oder Markstränge) in sehr hervorragendem Maasse am Aufbau des Ovariums Theil nehmen, während dies bei anderen Arten weit weniger stattfindet. Im ersteren Falle soll sogar das Follikelepithel aus diesen Strängen gebildet werden, wie auch neuerdings wieder angegeben wurde (Kölliker 1898, Bühler 1894, H. Rabl 1898), während bei anderen Formen die epithelialen Stränge nicht bis an das Keimlager heranreichen und nur zur Bildung der mittleren Parthien des Ovariums (daher der Name „Markstränge") verwendet werden.

Diese für die Eibildung wichtige Frage nach dem Aufbau des Ovariums ist auch bei den Säugethieren häufig und eingehend behandelt worden; wir weisen ausser auf BORN's (1894) und NAGEL's (1896) zusammenfassende Darstellungen auf die Arbeiten von MIHALCOVICS (1885), HARZ (1883) und auf die neuere Bearbeitung dieser Frage durch BÜHLER (1894) hin. Nach ihm sollen beim Kaninchen die Follikel vom Keimepithel her entstehen, während beim Fuchs und ebenso beim Menschen die Markstränge an der Bildung des Follikelepithels betheiligt sein sollen.

Die Eibildung erfolgt vom Keimepithel aus, indem einzelne Keimzellen unter die Epithellage rücken, wobei man noch solche in mitotischer Theilung findet (BÜHLER). Das Versenken der Zellen in die Tiefe kann direct durch Theilung einer Zelle des einschichtigen Keimepithels in radialer Richtung eingeleitet werden (Fig. 196 *A*). Gleichzeitig finden auch Theilungen der kleineren Epithelzellen statt, die zum Theil mit den grösseren Keimzellen in die Tiefe rücken (Fig. 196 *B* u. *C*). Indem an ein und derselben Stelle der geschilderte Vorgang sich mehrmals nach einander wiederholt, kommt es zur Bildung ganzer Zellstränge (Fig. 196 *D* u. *E*), die vom Keimepithel aus in das Stroma eindringen und die, wenn regelmässiger gestaltet den PFLÜGER'schen Schläuchen, wenn unregelmässiger WALDEYER's Eiballen entsprechen würden (Fig. 197). Eiballen oder PFLÜGER'sche Schläuche werden sodann durch Wucherungen des umliegenden, blutgefässführenden Bindegewebes in einzelne Complexe zerlegt, die aus einer Keimzelle bezw. jungen Oocyte und einer grösseren Anzahl sie umgebender Epithelzellen (Follikelepithel, Granulosa) bestehen; rings herum bildet sich eine bindegewebige Theca aus.

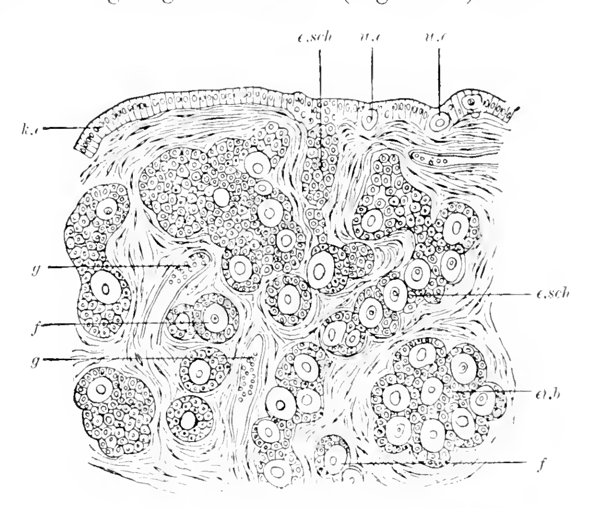


Fig. 197. Theil eines Schnittes durch das Ovarium eines neugeborenen Kindes (nach WALDEYER, aus O. HERTWIG's Lehrbuch).
ei.b Eierballen, *e.sch* Eischläuche (Pflüger'sche Schläuche), *f* jüngste isolirte Follikel, *g* Gefässe, *k.e* Keimepithel, *u.e* Ureier.

In zwei neuerdings erschienenen Arbeiten, VON COERT (1898) und v. WINIWARTER (1900), welche die Entwicklung und Ausbildung des Säugethiereierstocks in sehr gründlicher Weise behandeln, erfährt die Eibildung eine etwas abweichende Darstellung. Leider können wir nur noch von den hauptsächlichsten Ergebnissen der beiden wichtigen, am Kaninchen, Menschen und der Katze ausgeführten Untersuchungen Kenntnis nehmen. Beide Autoren stimmen darin überein, dass eine Betheiligung der Urniere an der Bildung des Ovariums, wie sie frühere Forscher annahmen, in Wirklichkeit nicht stattfindet, obwohl v. WINIWARTER, welcher einen solchen Vorgang ganz besonders entschieden in Abrede

stellt, dennoch von einem Uebergang einiger Markstränge der vorderen Parthie des Ovariums in die Urnierenkanälchen, d. h. von einer Verbindung zwischen Beiden, spricht.

Im Allgemeinen entstehen die Markstränge nach der Darstellung von Coert und Winiwarter von der primitiven Rindenschicht, bezw. dem oberflächlichen Epithel (Keimepithel) des jungen Ovariums her. Dieses lässt nach v. Winiwarter dreierlei Bildungen aus sich hervorgehen, nämlich die Markstränge, das eigentliche Keimepithel und ausserdem noch die sog. epithelialen Invaginationen, welche als Einsenkungen der Oberfläche fast schlauchartig in's Innere vordringen. Diese Bildungen sollen von den früheren Autoren vielfach mit einander verwechselt worden sein, besonders auch die letzteren mit den Strängen des Keimepithels, aus welchen Eier und Follikelzellen hervorgehen, mit deren Bildung diese epithelialen Invaginationen nichts zu thun haben.

Diese dreierlei Bildungen entstehen nach einander, zuerst die Markstränge, welche dann am tiefsten liegen, zuletzt die epithelialen Einsenkungen, die eine mehr oberflächliche Lage bewahren. Allein derjenige Theil der ursprünglichen Rindenschicht, welcher zwischen diesen beiden liegt, lässt die Eier aus sich hervorgehen. Ei- und Follikelzellen nehmen somit ihre Entstehung aus den Zellen des früheren Keimepithels.

Wenn in den Marksträngen Ei- und Follikelbildungen auftreten, wie dies thatsächlich der Fall und bei der von Coert und von Winiwarter vertretenen Herkunft dieser Bildungen vom Keimepithel leicht erklärlich ist, so kommen dieselben nicht zu völliger Ausbildung, sondern gehen frühzeitig zu Grunde. Die von anderen Autoren angenommene Lieferung der Follikelzellen durch die Markstränge entspricht nicht dem wirklichen Sachverhalt und lässt sich schon deshalb nicht aufrecht erhalten, weil die Eier zur Zeit der Follikelbildung nicht mit den Marksträngen in Verbindung stehen.

Die „Ureier" anderer Wirbelthiere scheinen bei den Säugethieren weniger hervorzutreten, obwohl das vorher erwähnte Vorkommen von Keimzellen in den Marksträngen und besonders ausserhalb des Ovariums in dessen Umgebung (Coert) auf ein ähnliches Verhalten hindeutet, wie wir es von anderen Wirbelthieren (Teleostier, Selachier, Amphibien) kennen lernten.

Auf der Ausbildungsstufe, bis zu welcher wir den Eifollikel der Säugethiere verfolgten, erschien derselbe noch sehr einfach gebaut, bald jedoch erfährt er dadurch eine Complication, dass die Granulosazellen ganz bedeutend an Zahl zunehmen und in mehrschichtiger Lage das Ei umgeben, worauf ein Spaltraum in der Masse der Follikelzellen auftritt (Fig. 198 *A*), der sich alsbald beträchtlich vergrössert. Auf diese Weise geht der Follikel aus der vorherigen soliden Beschaffenheit in ein Bläschen mit einer weiten, von Flüssigkeit erfüllten Höhlung über, in dessen einseitig verdickter Wand die Oocyte liegt (Fig. 198 *B*), so ist das „Graaf'sche Bläschen" der Säugethiere gebildet (Fig. 199 *A*). In ihm sieht man das Ei von regelmässig gelagerten Follikelzellen umgeben (Fig. 199 *A* u. *B*), und rings herum eine unregelmässigere Zellenmasse, die noch mit der Wand in Verbindung steht (Fig. 199 *A*), den sog. Discus proligerus oder Eihügel. Das Ei selbst mit seiner Umlagerung von Follikelzellen zeigt dadurch bei den Säugethieren ein sehr characteristisches Aussehen (Fig. 199 *B*). Es ist behauptet worden, dass die Zellen der Granulosa ausser der Ernährung des Eis und der Production des Liquor folliculi

auch die Abscheidung der Eihaut obliegt, welche als Zona pellucida (radiata) das Ei umgiebt, und allem Anschein nach von feinsten Canälen radiär durchsetzt wird: in diesen letzteren sollten, wie man annahm, entsprechende Fortsätze der Epithelzellen stecken, welche

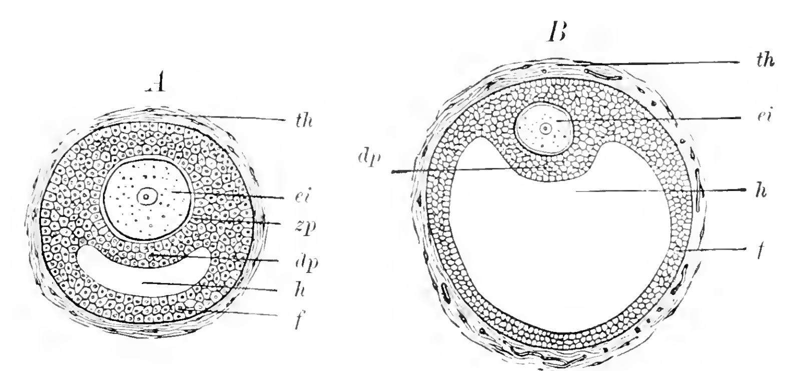


Fig. 198. Zwei Entwicklungsstadien des Graaf'schen Bläschens. *A* mit beginnender, *B* mit grösserer Ansammlung von Follikelflüssigkeit (aus O. Hertwig's Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte).

dp Discus proligerus, *ei* Ei, *f* Follikelzellen, *h* Hohlrum des Follikels, *th* Theca folliculi, *zp* Zona pellucida.

bis an das Ooplasma reichen und wohl die Ernährung des Eis befördern (Flemming's Intercellularbrücken zwischen Epithelzellen und Ei). Diese Ansicht von der Bildung der Zona durch das Follikelepithel theilen im Wesentlichen auch neuere Autoren, wie Paladino

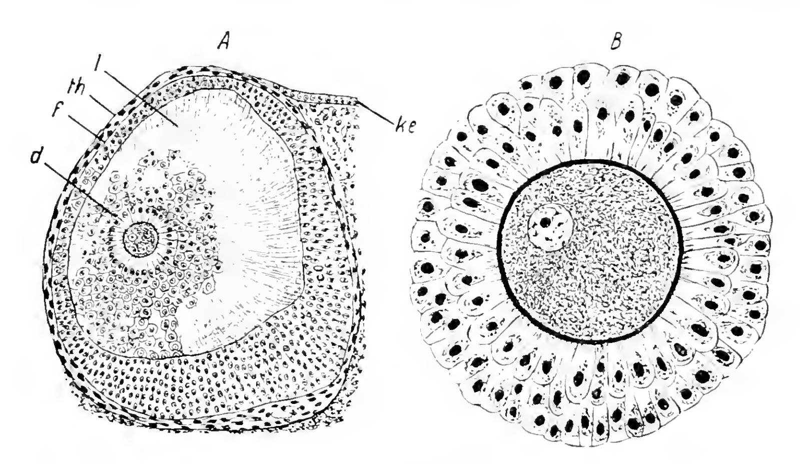


Fig. 199. *A* Sprungreifer Follikel der Maus, *B* Ovarial-Ei mit umgebender Zona pellucida und dem Discus proligerus (nach Sobotta).

d Discus proligerus, *f* Follikelepithel (Granulosa), *ke* Keimepithel, *l* Liquor folliculi, *th* Theca folliculi.

1887, Retzius 1889, und v. Ebner 1900; andererseits wurde freilich geltend gemacht (E. van Beneden), und auch besonders neuerdings wieder hervorgehoben (Kölliker 1898, Sobotta 1899), dass die Zona (oder besser Membrana) pellucida bereits vor dem Auftreten

der Membrana granulosa vorhanden ist, und somit den Character einer echten Zellmembran besitzt.

Durch die genannten Veränderungen ist der Follikel verhältnissmässig umfangreich geworden und kann sich etwas über die Oberfläche des Ovariums vorwölben; ist die Eibildung vollendet, so platzt der Follikel, und indem sich sein flüssiger Inhalt nach aussen ergiesst, wird auch das Ei mitgerissen, um in die Leibeshöhle und dann in die Tuba zu gelangen. Durch die Entleerung der Flüssigkeit entstand ein Hohlraum, in welchen gleichzeitig ein Bluterguss erfolgte; es bildet sich nunmehr das Corpus luteum. Wucherungen der zurückgebliebenen Gewebstheile, ganz besonders des Follikelepithels, weniger nach neueren Anschauungen der Thecazellen, wie sie bereits für die Vögel angegeben wurden, treten auch hier ein. Bekanntlich erlangt der gelbe Körper der Säugethiere bei eintretender Trächtigkeit eine bedeutende Ausbildung, um jedoch nach Verlauf längerer oder kürzerer Zeit ebenfalls einer allmäligen Resorption zu verfallen. Ueber die Bildung des Corpus luteum ist schon früher, wie auch neuerdings, viel geschrieben worden: wir nennen nur die Untersuchungen von Waldeyer 1870, Nagel 1888 und 1896, Paladino 1887 und 1900, Stratz 1898, H. Rabl 1898, und verweisen im Uebrigen auf die ausführliche Darstellung, welche Sobotta (1896—1899) an der Hand der Litteratur und auf Grund eigener Untersuchungen von diesem Gegenstand gegeben hat.

Es sei an dieser Stelle noch der speciell auch bei den Säugethieren häufiger beobachteten und gelegentlich mit der Zwillingsbildung in Verbindung gebrachten Thatsache gedacht, dass in jüngeren Follikeln häufig zwei und mehr Eizellen gefunden werden, welches Verhalten sich durch die noch ziemlich spät eintretende Theilung eines Ureis oder durch Umschliessen mehrerer derselben von seiten des Follikelepithels erklären lässt. In der neueren Arbeit von Stöckel 1898 und H. Rabl 1899 hat dieses Verhalten und die darauf bezügliche Litteratur eine eingehende Darstellung gefunden (vgl. ausserdem von Franqué, Falcone 1899, von Schumacher und Schwarz 1900, Honoré, „Archives de Biologie", 1900).

B. Nutrimentäre Eibildung.

a) Die Nährzellen der Poriferen und Hydroiden.

Schon bei den vorher betrachteten Formen der Eibildung hatten wir wiederholt darauf hinzuweisen, dass sich besondere Zellen dem Ei zugesellen, um seine Ernährung zu fördern; vor Allem war dies bei der Follikelbildung der Fall. Wie sich die Follikelzellen bei den primitiveren Formen dieser Art Eibildung direct auf die umgebenden Zellen des Körperparenchyms zurückführen liessen (Poriferen), gilt dies auch für die Nährzellen, indem einzelne der das Ei umlagernden Zellen sich besonders reichlich mit Nährsubstanzen beladen, welche sie an die wachsende Oocyte abgeben (p. 314 u. Fig. 170 *B*). Bekanntlich liess man bei den Poriferen die Keimzellen aus beliebigen Zellen des Parenchyms entstehen; bei einer solchen Annahme würden sie dann mit den Follikel- und Nährzellen gleichen Ursprungs sein, doch zeigt das Ei bei ihrem Auftreten in Folge seiner bedeutenderen Grösse bereits einen recht grossen Unterschied von ihnen. In anderen Fällen, z. B. bei den Hydroiden, welche Nährzellen besitzen, verhält sich

dies nicht so, sondern Keim- und Nährzellen sind zuerst von sehr übereinstimmender Beschaffenheit.

Die in früheren Jahren von KLEINENBERG, BALFOUR u. A., sowie in neuerer Zeit wieder von A. BRAUER (1891), DOFLEIN (1896), und GRÖNBERG (1897) untersuchte Eibildung einiger Hydroidpolypen, speciell die von Hydra und Tubularia, zeigt in so fern eine gewisse Eigenthümlichkeit, als für die Ausbildung des Eis eine ganze Anzahl von Zellen verwandt wird, welche in frühen Stadien das Aussehen von Keimzellen besitzen. Während bei der zum Ei werdenden Zelle das Chromatin zurücktritt, und der Kern dadurch das für ein Keimbläschen characteristische Aussehen gewinnt, bewahren die Kerne der anderen Zellen die stärkere Färbbarkeit. Bei Tubularia tritt dieser Unterschied übrigens bereits während der früher (p. 296) erwähnten Wanderung der Keimzellen hervor (A. BRAUER). Das Ei wird jetzt von den anderen, nunmehr als Nährzellen zu bezeichnenden Zellen umlagert, wobei seine bisher bewahrte amöboide Gestalt allmälig verloren geht. Die Ernährung des Eis erfolgt hier nicht nur durch eine Substanzabgabe von Seiten der umgebenden Zellen, sondern es findet sogar eine vollständige Auflösung derselben und Einverleibung ihres Zellkörpers in das Ei statt, so dass man von einem Aufgefressenwerden der Nährzellen sprach. Die Kerne der Nährzellen gehen bei diesem Vorgang ebenfalls in das Eiplasma über und bleiben in ihm längere Zeit erhalten, sollen sich sogar noch (auf amitotischem Wege, nach DOFLEIN) theilen, bis sie allmälig aufgelöst, und wie das Zellplasma, vom Ei assimilirt werden. Es sind dies die bekannten, früher als Pseudozellen bezeichneten characteristischen Gebilde in den Eiern der genannten Hydroiden. Aus dem ganzen Vorgang ergibt sich ohne Weiteres, dass es sich hier um einen Ernährungsact handelt.

Bezüglich der Auffassung des Verhältnisses von Ei- und Nährzellen ist man soweit gegangen, beide bis zum Zusammenfliessen als vollständig gleichartig anzusehen, so dass das Ei durch Vereinigung einer Anzahl von Keimzellen gewissermaassen in der Form eines Syncytiums entstände, worauf dann einer der in den Verband eingetretenen Kerne zu kräftiger Ausbildung gelange und sich als Keimbläschen behaupte, während die anderen unterdrückt werden (DOFLEIN). Eine ähnliche Auffassung vertritt LABBÉ in einer neuerdings (1899) erschienenen Arbeit; er betrachtet das Ei ebenfalls als ein, durch Vereinigung mehrerer Oocyten entstandenes „Plasmodium“, dessen Bildungsweise übrigens nicht immer auf die gleiche Weise erfolgt, je nachdem die nicht zum Keimbläschen werdenden Kerne früher oder später zu Grunde gehen. Von anderer Seite wurde dem gegenüber, wie uns scheint mit grösserem Recht, die schon erwähnte Auffassung von einer bereits früher erfolgenden Differenzirung zwischen der Oocyte und einer Anzahl von Nährzellen vertreten (A. BRAUER, GRÖNBERG).

b) Follikel- und andere Gewebszellen als Nährzellen bei Gastropoden, Cölenteraten u. a.

Mit den hier geschilderten Vorgängen zeigen die in der Zwitterdrüse der Gastropoden (Pulmonaten) eine gewisse Uebereinstimmung, indem die dem Ei anliegenden Wandzellen allem Anschein

nach die Function von Nährzellen übernehmen. Unter Vergrösserung ihres Kernes und des Plasmaleibes lagern sie sich der jungen Oocyte dicht an und drängen sich schliesslich in den Eikörper hinein (Fig. 200 *nz*), wo zunächst das Plasma und am Ende auch ihr Kern der Auflösung verfällt (Platner 1886, Obst 1899). Da diese Nährzellen den an der anderen Seite des Eis deutlicher ausgebildeten Follikel vervollständigen (Fig. 200), so lassen sich die betreffenden Verhältnisse mit denen der Ascidien vergleichen, bei welchen ebenfalls Follikelzellen in den Eikörper eindringen, um hier aufgelöst und der Eisubstanz hinzugefügt zu werden (p. 322).

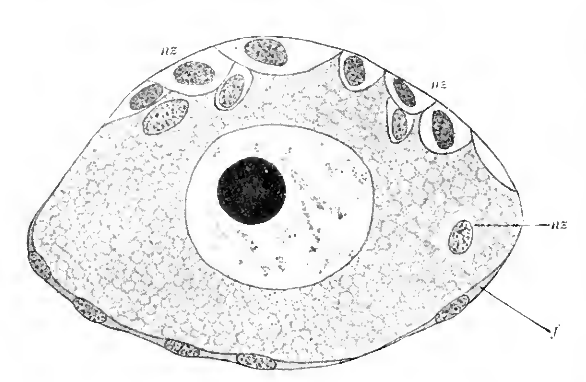


Fig. 200. Eierstocksei von Helix pomatia, mit umgebenden Follikel- und Nährzellen (nach P. Obst). *f* Follikelepithel, *nz* Nährzellen.

Ganz andere Vorkehrungen sind bei einigen Cölenteraten getroffen, bei welchen ebenfalls Hilfszellen zur besseren Ernährung des Eis verwendet werden. Bei Pelagia und Cyanea z. B. geschieht dies einfach in der Weise, dass an der Stelle, wo in der Genitalfalte ein heranwachsendes Ei liegt, die Zellen der Epithellamelle aus ihrer platten Form in eine kubische, und schliesslich hoch cylindrische Gestalt übergehen (Fig. 201 *A* u. *B*). An die so gebildete „Zellenkrone" rückt das Keimbläschen nahe heran, ähnlich wie dies bei den Eistielen der Actinien der Fall ist (Fig. 161 p. 302). Es kann wohl kaum zweifelhaft sein, dass diese Einrichtung der besseren Ernährung der Eier dient (O. und R. Hertwig, Claus, v. Lendenfeld). Dasselbe gilt jedenfalls von dem „Zellenpolster", welches wir an der das Ei fast

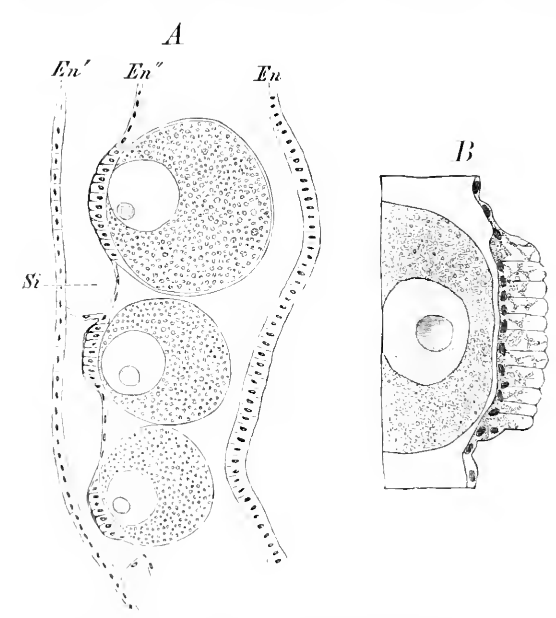


Fig. 201. *A* Theil des Genitalbandes, *B* Ei mit „Zellenkrone" von Pelagia (nach Claus, O. und R. Hertwig).
En Entoderm, *En′* parietales, *En″* viscerales Epithel des Genitalsinus (*Si*); *En* und *En″* bilden die Gonadenwand.

ganz umschliessenden Entodermschicht von Adamsia beobachteten (Fig. 202 *A* u. *B*). Auch hier rückt das Keimbläschen dicht an diese differenzirte Zellparthie heran und kann dabei amöboide Form zeigen (Fig. 202 *B*).

Wie wir dies schon vorher für die Poriferen als recht wahrscheinlich aussprechen konnten, handelt es sich in diesen Fällen um Follikel- oder sonstige Gewebszellen, nicht aber um abortive Oocyten, welche die Ernährung des Eis übernehmen und sich theilweise direct zu Nährzellen umgestalten. Es pflegt dies nicht das

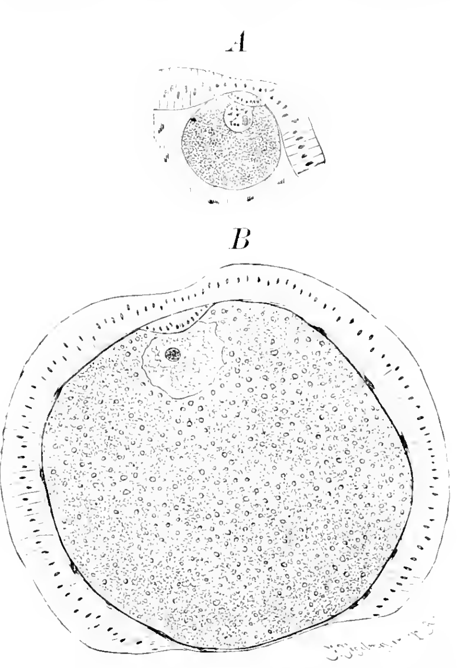


Fig. 202. *A* Jüngere und *B* ältere Oocyte von Adamsia rondeleti, letztere vom bindegewebigen Follikel und der Entodermlamelle umgeben. In beiden Eiern das „Zellenpolster" mit dem anliegenden Keimbläschen (Original).

gewöhnliche Verhalten zu sein, denn in der bei Weitem grösseren Mehrzahl der Fälle scheinen sich thatsächlich Oogonien bezw. Oocyten zu Nährzellen umzubilden. Dieses letztere Verhalten findet nach den Untersuchungen von C. Tönniges auch in den Ovarien der Myriopoden statt. Hier verfallen schon ziemlich weit ausgebildete Eizellen (Oocyten) der allmäligen Auf-

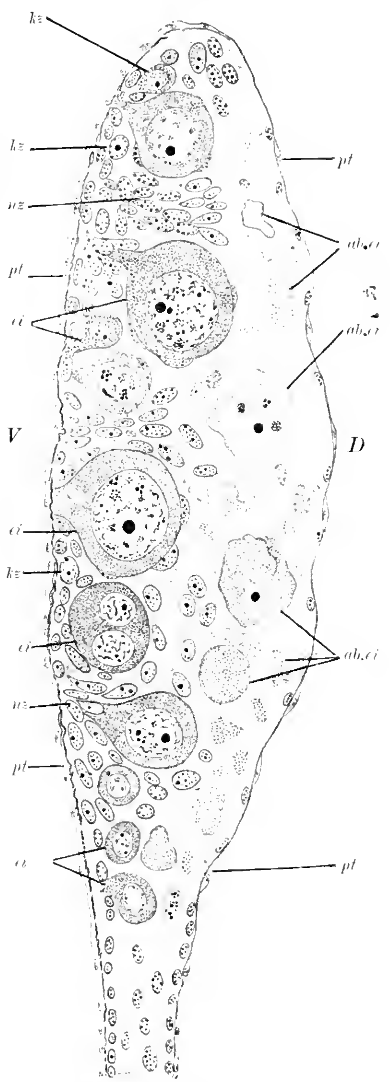


Fig. 203. Längsschnitt durch das Ovarium eines jungen Lithobius forficatus (von 10 mm Länge), nach Untersuchungen von C. Tönniges.

ab.ei abortive Oocyten, *ei* Oocyten, *kz* Keimzellen, *nz* Nährzellen, *pt* Peritonealhülle.

D Dorsal-, *V* Ventralseite, an welcher sich das „Keimepithel" findet.

lösung (Fig. 203) und werden als Nährmaterial für die heranwachsenden Eier verbraucht. Letzteres ist aber auch der Fall mit einer grossen Zahl der kleinen Zellen, die mehr wie Follikelzellen erscheinen, und die sich zwischen den Oocyten finden bezw. an diese anlagern (Fig. 203). Man möchte vermuthen, dass diese Zellen, ähnlich wie die Follikelzellen der Insecten, anderer Natur sind als die Keimzellen (vgl. p. 358), obwohl dies freilich bisher nicht festzustellen war, im Gegentheil ein allmäliger Uebergang zwischen ihnen und den Keimzellen sowohl bei jungen und ausgebildeten Thieren (Tönniges), wie auch bei den früheren und späteren Entwicklungsstadien beobachtet wurde (Heymons 1901, citirt in Cap. V). Jedenfalls aber sieht man hier zweierlei verschiedene Zellen als Nährmaterial für die heranwachsenden Eier verwendet werden, und ganz das gleiche Verhalten findet auch im Hoden statt, worauf noch im nächsten Capitel zurückzukommen sein wird.

c) Abortive Eizellen als Nährzellen bei Anneliden und Crustaceen.

Die engen Beziehungen zwischen Ei- und Nährzellen und die vermuthliche Gleichwerthigkeit beider treten in denjenigen Fällen besonders deutlich hervor, in welchen dem Ei eine einzige Nährzelle beigegeben wird, wie wir dies, ebenso wie Braem, bei **Ophryotrocha puerilis** beobachten konnten (1893). Die segmental angeordneten Ovarien dieses Anneliden bestehen aus einer Anhäufung recht gleichartig beschaffener Zellen, dem Keimlager und einzelnen sich davon abhebenden Zellen von abweichender Structur (Fig. 222 p. 365). An diesen grösseren Zellen, welche die Hauptmasse der Ovarien bilden und zum Theil im Begriff stehen, sich von ihnen abzulösen, kann man paarweise zusammengeordnet stets eine solche mit umfangreichem, stark lichtbrechenden und im gefärbten Zustande dunklen Kern und eine andere mit rundem, helleren, einem Keimbläschen ähnlichen Kern unterscheiden (Fig. 222). Die beiden Zellen lösen sich gemeinsam vom Ovarium ab und werden mit einander vereinigt in der Leibeshöhle gefunden; wie die Folge zeigt, hat man es mit einem Ei und daran hängender Nährzelle zu thun (Fig. 204 *A* u. *B*). Anfangs von gleicher Grösse und wenig verschiedener Structur ihrer Kerne, zeigen letztere bald die erwähnten Structurdifferenzen; die Nährzelle wächst zunächst stärker als die Oocyte (Fig. 204 *A*), wird jedoch bald wieder von dieser überholt, bis mit immer zunehmendem Umfang des Eis die Nährzelle nur noch als unscheinbarer Rest an ihm gefunden wird (Fig. 204 *A—C*) und schliesslich ganz geschwunden ist.

Der wie häufig bei secernirenden Zellen verhältnissmässig grosse, chromatinreiche und unregelmässig geformte Kern deutet darauf hin, dass man es hier mit einer Zelle zu thun hat, welche gewisse Bestandtheile für die Bildung des Eis abgiebt; ausserdem wird diese Zelle jedoch gegen das Ende der Ausbildung des Eis, und wenn dieses sich aus der umgebenden Leibesflüssigkeit selbstständig ernährt, vom Ei fast gänzlich aufgesaugt. Es kann also in diesem Falle keinem Zweifel unterliegen, dass bei Ophryotrocha eine der Ovarialzellen sich zu einer besonderen Nährzelle des Eis herausgebildet hat.

Ein dem Verhalten von Ophryotrocha ganz ähnlicher Fall findet sich bei **Sacculina** carcini (E. van Beneden 1870), bei welchem rhizocephalen Cirriped ebenfalls im Ovarium zwei paarweise mit ein-

ander vereinigte Zellen vorhanden sind, die in verschiedenen Stadien der Eibildung ein abweichendes Grössenverhältniss zeigen, und von dem die eine wie bei Ophryotrocha als Ei, die andere als Nährzelle anzusehen ist (YVES DELAGE 1884).

Uebrigens scheinen bei den Anneliden mehrfach ähnliche Verhältnisse vorzukommen, so werden bei **Polynoë** spinifera und **Tomopteris** an dem noch im Ovarium befindlichen oder bereits von ihm losgelösten Ei kleinere Zellen anhängend gefunden, die man für Nährzellen halten möchte (CLAPARÈDE 1869, VEJDOSKY 1878, CHUN 1888, FULLARTON 1895). Ebenso beschreibt WHEELER (1896) bei **Myzostoma**, wie an den jungen, vom Ovarium abgelösten und in der Leibeshöhle flottirenden jungen Oocyten je zwei etwas kleinere Nährzellen anhängen; sie nehmen in diesem Fall die beiden Pole des Eis ein, und später werden sie gewissermaassen in den Eikörper einbezogen (Fig. 205 *A—C*), thatsächlich wird ihre Substanz allmälig vom Ooplasma assi-

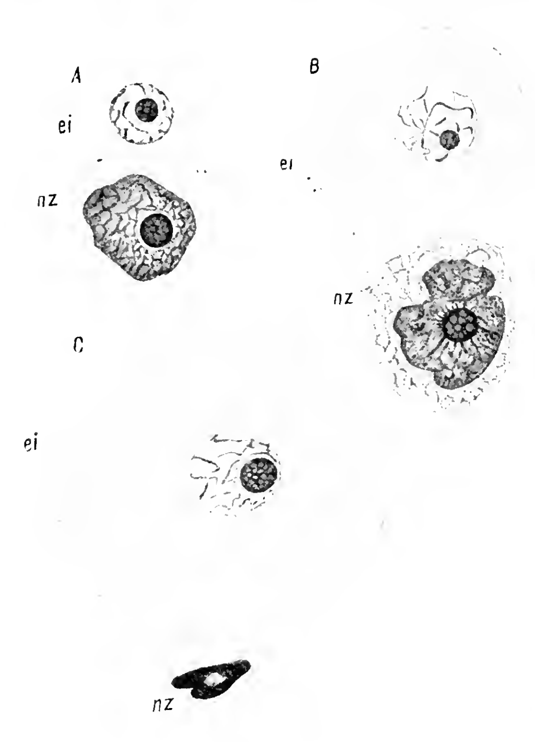


Fig. 204.

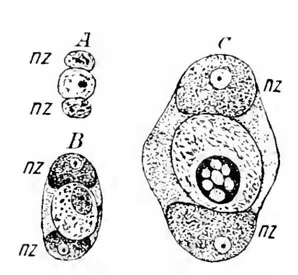


Fig. 205.

Fig. 204. Oocyten mit Nährzellen aus der Leibeshöhle von Ophryotrocha puerilis in verschiedenen Stadien der Ausbildung (Original).
ei Oocyte, *nz* Nährzelle.

Fig. 205. Junge Oocyten mit Nährzellen (*nz*) von Myzostoma (nach WHEELER).

milirt, und WHEELER glaubt, dass die an beiden Polen des Eis verschiedene Structur auf die Nährzellen zurückzuführen ist, obwohl die letzteren allerdings schon recht lange vor der völligen Ausbildung des Eis von diesem aufgesaugt werden und am Ende verschwunden sind.

Von Interesse ist auch das Verhalten von **Tomopteris** elegans, welchem CHUN eine genaue Untersuchung widmete und dabei fand, dass sich die Ovarien aus Fächern von je acht Zellen zusammensetzen. In den jüngeren Fächern sind alle acht Zellen von gleicher Grösse (Fig. 206 *a*, *b*, *c*), dagegen lassen die etwas älteren Fächer je eine grössere und sieben kleinere Zellen erkennen (Fig. 206 *d* u. *e*). Während die grössere Zelle als Oocyte immer weiter wächst, hängen die anderen sieben Zellen dem unterdessen vom Ovarium abgetrennten

und in der Leibeshöhle flottirenden Ei als eine kleine, unansehnliche Zellgruppe an, um später ganz verloren zu gehen. Sehr ähnlich verhält sich nach FULLARTON Tomopteris onisciformis, indem ebenfalls Zellengruppen sich vom Ovarium ablösen und eine der Zellen jeder solchen Gruppe auf Kosten der anderen zum Ei heranwächst.

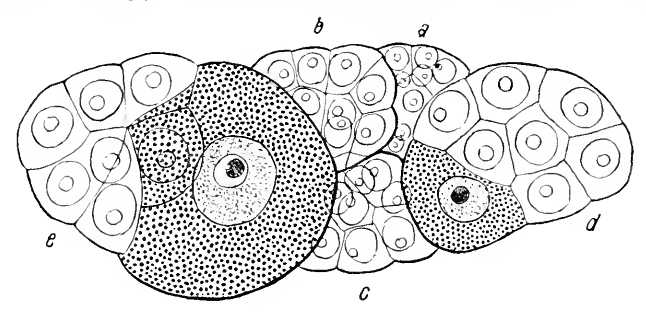


Fig. 206. Ovarium von Tomopteris elegans, mit 5 Keimfächern (nach CHUN). *a—e* das jüngste bis älteste Keimfach.

CHUN setzt diese dem Ei anhängenden Zellen zwar morphologisch den Nährzellen anderer Thiere gleich, wie man dies ja auch jedenfalls nicht anders kann, schreibt ihnen jedoch eine solche Rolle nur für die noch jüngere Oocyte während deren Aufenthalt im Ovarium zu; die ältere in der Leibeshöhle befindliche Oocyte soll sich dagegen nicht auf Kosten der verhältnissmässig kleinen und ihren anfänglichen Umfang bewahrenden Zellen, sondern vielmehr selbstständig durch Aufnahme der umgebenden Nährflüssigkeit so stark vergrössert haben.

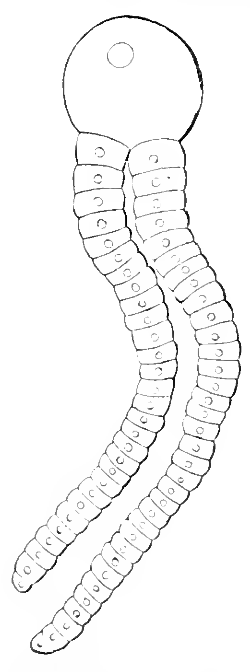


Fig. 207. Junges Ei mit Zellsträngen aus der Leibeshöhle von Diopatra cuprea (nach ANDREWS).

Recht eigenartiger Natur sind die Vorgänge bei der Eibildung von **Diopatra** nach den Untersuchungen von ANDREWS (1891). Bei dieser Eunicide zeigt das Ovarium ein sehr merkwürdiges Aussehen, indem vom Keimlager eine grosse Zahl Zellstränge ausgehen, die mit kleinen Zellen am Ovarium beginnen, während nach aussen zu die in einer einzigen Reihe angeordneten Zellen immer grösser werden, um schliesslich in einer besonders grossen kugelrunden Zelle zu enden. Letztere ist die Oocyte. Mit ihr werden gleichzeitig die Zellstränge vom Ovarium frei und hängen, zumeist in der Zweizahl, dem Ei an (Fig. 207). Die Stränge zeigen einen sehr regelmässigen Bau, der sich am besten mit einer Geldrolle vergleichen lässt. Zuweilen ist der eine Strang schwächer, der andere stärker ausgebildet, oder es tritt auch eine Verzweigung ein. Mit dem fortschreitenden Wachsthum des Eis überwiegt dieses an Volumen bedeutend die Zellstränge, was in jüngeren Stadien (Fig. 207) nicht der Fall ist. Wenn das Ei eine gewisse Grösse erlangt hat, sollen

die Zellstränge von ihm abfallen, also nicht völlig zu seiner Ernährung verbraucht werden.

Ehe man nicht mit Sicherheit das endgültige Schicksal der dem Ei anhängenden Zellstränge bei Diopatra kennt, ist es kaum möglich, zu entscheiden, ob es sich hier ebenfalls um eine Einrichtung zur besseren Ernährung des Eis handelt oder welche Bedeutung ihnen sonst zukommt. Am ehesten wird man noch an die früher (p. 316) erwähnten, vom Keimepithel des Ovariums sich ablösenden, allerdings compacteren und zellenreicheren Zellstränge der Hirudineen erinnert, welche sich frei in der Eierstockshöhle vorfinden und aus denen sich die Eier herausbilden. Dieser Vergleich wird unterstützt durch die höchst auffallende Uebereinstimmung mit dem sehr eigenthümlichen Vorgang der Eibildung bei parasitischen Copepoden, die wir deshalb an dieser Stelle erwähnen.

Bei verschiedenen **Copepoden**, Lernaeopoden und Notodelphyiden (Anchorella, Congericola, Doropygus, Notopterophorus u. a.) wurden durch E. van Beneden (1870), Kerschner (1879), Giesbrecht (1882) u. A. im Ovarium lange Zellfäden aufgefunden, welche in ganz ähnlicher Weise wie bei Diopatra mit älteren Oocyten zusammenhängen (Fig. 208). Nach Giesbrecht's Darstellung lösen sich die Zellreihen vom Keimepithel des Eierstocks ab, um dann frei in dessen Höhlung zu liegen. Uebrigens soll bei einigen Formen (Congericola, Caligus) nur ein solcher Eifaden gebildet werden, bei anderen dagegen mehrere (Achtheres und die oben genannten). Im letzteren Falle erscheinen die Fäden mit dem einen stark verjüngten Ende in einander knäulartig verwirrt, und es findet an diesem Ende möglicher Weise eine Neubildung zelliger Elemente statt. Am entgegengesetzten Ende des Fadens schwillt die letzte Zelle bedeutend an und wird zum Ei, und nach dessen Loslösung geschieht dies mit der nächstfolgenden Zelle. So hängt den heranreifenden Eiern stets ein langer Zellfaden an, oder aber es ist irgend eine andere Zelle der Reihe, welche sich zum Ei heranbildet (Fig. 208).

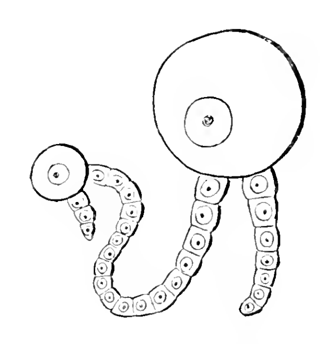


Fig. 208. Stück einer „Eierschnur", mit zwei in der Ausbildung begriffenen Oocyten von Notopterophorus elatus (nach Giesbrecht).

Ist im Zellfaden nur eine grosse Oocyte vorhanden, so wird das Bild ein mit dem von Diopatra sehr übereinstimmendes, zumal es auch bei diesem Anneliden vorkommt, dass in einem der beiden, dem Ei anhängenden Fäden eine Zelle sich vergrössert und dadurch ein mit Fig. 208 völlig übereinstimmendes Bild zu Stande kommt. Man wird also den Vorgang bei Diopatra entsprechend wie bei Hirudineen und Copepoden als eine Ablösung ganzer Zellcomplexe vom Keimepithel auffassen, deren einzelne Elemente ursprünglich zur Bildung von Eiern bestimmt waren, später jedoch zum Theil abortiv wurden, wobei die Vermuthung vom späteren Zerfall der Eistränge als zutreffend angenommen wird. Die weitere Vermuthung, dass ein Functionswechsel, nämlich eine Verwendung der abortiven Oocyten zu Nährzellen stattgefunden hat, liegt ebenfalls sehr nahe. Unter der letzteren Voraussetzung lässt sich die Eibildung von Diopatra mit derjenigen von Bonellia in Vergleich stellen.

Die Eibildung von Bonellia zeigt in so fern ganz besondere Verhältnisse, als zum Eierstocksei eine Gruppe sehr regelmässig angeordneter und noch besonders differenzirter Zellen hinzutritt (Fig. 209 *B* u. *C*, VEJDOVSKY 1878 u. SPENGEL 1879). Durch Wucherung des peritonealen Epithels am Bauchgefäss entsteht das Ovarium, und indem sich an diesem einzelne Zellen vergrössern und gleichzeitig von platten Zellen umlagert werden (Fig. 209, *A*, *a*, *b*, *c*), bilden sich kleinere Follikel, die zumal bei ihrer bald eintretenden Vergrösserung dem Ovarium eine traubige Gestalt geben, da sie mit ihm schliesslich nur noch durch einen dünnen Stiel verbunden sind. In jedem Follikel nimmt die Zahl der Zellen beträchtlich zu, und die vom Follikelepithel umschlossenen grösseren Zellen erfahren jetzt in so fern eine weitere Differenzirung, als eine der in der Nähe des Follikelstiels gelegenen Zellen sich beträchtlich vergrössert; diese letztere Zelle wird zum Ei, was sich alsbald durch die Structur ihres Kerns und den bedeutenderen Umfang zu erkennen gibt (Fig. 209 *B*). Eine recht eigenartige Umbildung haben die darüber liegenden Zellen erfahren, indem sie sich sehr regelmässig um eine in der Mitte liegende Zelle anordnen, die sich zunächst der Oocyte ähnlich ebenfalls bedeutend vergrössert, so dass neben dem eigentlichen, von flachen Zellen umgebenden Ei gewissermaassen ein zweiter Eifollikel zu Stande kommt (Fig. 209 *B* u. *C*). Wenn das Ei noch bedeutend grösser geworden ist, hängt ihm die centrale Zelle mit ihrer Umgebung als ein knopfartiges Gebilde (SPENGEL's Zellenknopf) an, und mit ihm versehen, reisst es schliesslich vom Ovarium ab. Erst ungefähr zu der Zeit, wenn das Ei aus der Leibeshöhle in den Leitungsapparat gelangen soll, reisst der Follikel, und der Zellenknopf wird abgeworfen.

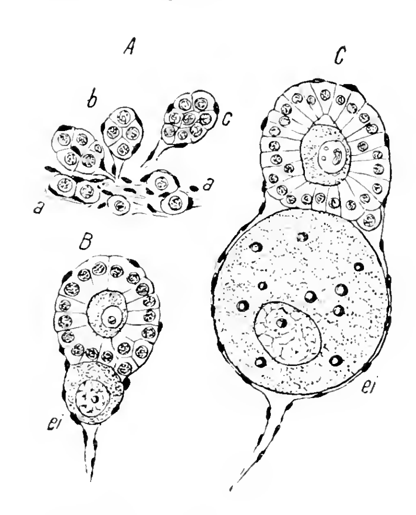


Fig. 209. Eibildung von Bonellia (nach SPENGEL).
A Ein Stück vom basalen Theil des Ovariums, mit Keimzellen (*a*) und jungen gestielten Keimhäufchen (*b*, *c*). *B* und *C* ältere Stadien mit Ei und Zellenknopf.

Da der Zellenknopf bis dahin kaum eine Rückbildung erfahren hat, möchte ihn SPENGEL nicht für eine der Ernährung des Eis dienende Einrichtung halten, welche Vermuthung jedenfalls ausserordentlich nahe liegt und auch von VEJDOVSKY ausgesprochen wurde, der eine gegen das Ende der Eibildung eintretende Degeneration des Zellenknopfes beobachtet zu haben glaubte. Auch mit der Bildung der Eihülle hat der Follikel von Bonellia nach SPENGEL nichts zu thun, da dieselbe als Dotterhaut vom Ei aus entsteht.

Vergleicht man die Eibildung von Bonellia mit derjenigen anderer Thiere, zumal der Crustaceen und Insecten (vgl. p. 354 ff.), so bietet sich die Deutung des Zellknopfes als Nährfach von selbst dar und vielleicht wird dieselbe noch wahrscheinlicher durch das Verhalten von Thalassema, bei welcher Gephyree nach SEMPER anfangs in jedem Follikel nur eine Zelle enthalten ist. Diese theilt sich und die am Follikelstiel

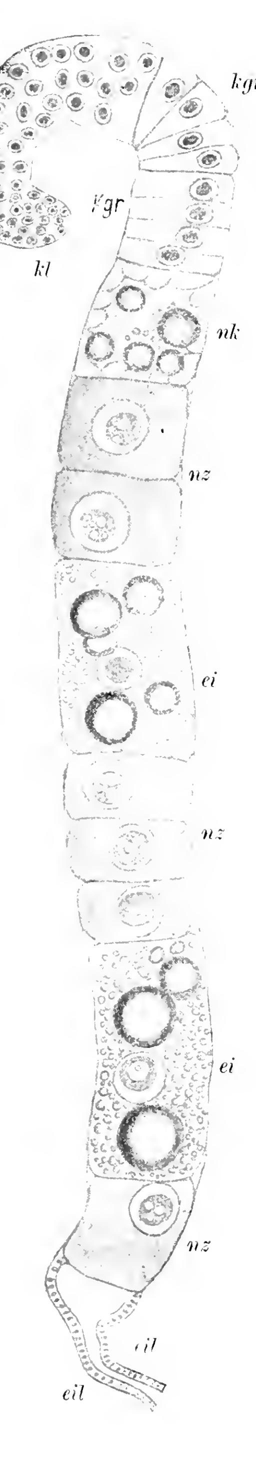
gelegene Zelle wird zum Ei, während die andere mit dem zunehmenden Wachsthum des Eis kleiner wird und schliesslich schwindet; sie wird mit Recht als Nährzelle aufgefasst (H. LUDWIG 1874), so dass auch hier wie bei Bonellia zwei grosse Zellen (Ei- und Nährzelle) innerhalb des Follikelepithels vorhanden sind. Jedenfalls zeigt die Nährzelle von Thalassema dasselbe Verhalten, wie es an den Nährzellen von Ophryotrocha, Forficula (p. 348 und 359) beobachtet wird. Dass bei Bonellia die Zahl der Nährzellen vermehrt wird, wobei dann freilich die centrale den peripheren Zellen gleich zu setzen wäre (?), hat beim Vergleich mit den Nährfächern der Insecten nichts Unwahrscheinliches an sich. Auffallend ist, dass der Zellenknopf (als Nährfach) bis zuletzt in Function bleibt und seine Elemente intact erscheinen; allerdings wurden gegen das Ende der Eibildung an der centralen, vielleicht der wichtigsten und jener Nährzelle von Thalassema vergleichbaren Zelle von SPENGEL selbst gelegentlich Degenerationserscheinungen festgestellt.

Wenn das Ei und seine Hilfszellen, wie bei Bonellia, Tomopteris, Ophryotrocha u. a., bei ihrer Entstehung auf's Engste vereinigt, in ihrer Structur sehr gleichartig und ausserdem anfangs an Zahl weit geringer als in späteren Stadien sind, so liegt die wiederholt ausgesprochene Vermuthung sehr nahe, die Zellen möchten durch Theilung aus einander hervorgegangen sein. Dass dies bis zu einem gewissen Grade der Fall sein muss, ergibt sich aus dem Verhalten der jüngsten und älteren Follikel von BONELLIA ohne Weiteres (vgl. Fig. 209 *A* u. *B*); ob aber auch die Eizelle in den einzelnen Fällen gleichen Ursprungs ist wie die ihr auf's Engste benachbarten Nährzellen, ist schwer zu sagen. Ein solches Verhalten soll, wie schon erwähnt, für Thalassema gelten, und ausdrücklich angegeben wird es für **Piscicola**. Bei diesem Egel wird das Ei ebenfalls mit Hilfe von Nährzellen in einem Follikel gebildet wie bei Bonellia, doch liegen die kugelrunden Follikel innerhalb der Eierstockshöhle neben einander (H. LUDWIG 1874, LEYDIG 1888). Jeder Follikel besteht aus einem platten Epithel, welches das Ei und eine grosse Zahl von Nährzellen umgibt. Während LUDWIG diesen ganzen Zellcomplex (Ei-, Nähr- und Epithelzellen) auf eine einzige Zelle zurückführt und eingehend beschreibt, wie die vom Keimlager abgelöste Zelle durch wiederholte Theilung die genannten Zellenelemente liefert, sollen nach LEYDIG's späterer Darstellung die platten Zellen des Follikels vom Ovarialepithel herrühren; den Follikelinhalt, d. h. Ei- und Nährzellen, lässt er dagegen ebenfalls durch Theilung einer einzigen, bereits vom Follikel umschlossenen jungen Keimzelle entstehen.

Eine erneute Untersuchung derartiger Fälle muss im Hinblick auf die in letzter Zeit wiederholt gemachten Beobachtungen über die sehr frühe Sonderung der Keimzellen als recht wünschenswerth bezeichnet werden. Eine gemeinsame Herkunft der Ei- und Nährzellen vertritt neuerdings PAULCKE (1900) für die Bienenkönigin, indem er zuerst die Ureizelle sich theilen und durch Differenzirung der Theilproducte der Tochterzellen die Oocyten, sowie durch weitere Theilungen die grosse Zahl der Nährzellen entstehen lässt.

d) Nährzellen und Nährfächer der Crustaceen.

Auf das Verhältniss zwischen Eizellen und Nährzellen werfen die durch WEISMANN's eingehende Untersuchungen sehr genau bekannt



gewordenen Vorgänge im Ovarium der **Daphnoiden** ein helles Licht. Von dem endständigen Keimlager des Eierstocks heben sich ganz regelmässig Gruppen von vier Zellen ab, welche die ganze Breite des Ovarialschlauchs ausfüllen (Fig. 210 *kgr*). Aus jeder solchen vierzelligen Keimgruppe kann ein Ei entstehen, und zwar in der Weise, dass die dritte Zelle (vom Keimlager aus gerechnet) zum Ei heranwächst, die drei anderen aber zu Nährzellen werden (Fig. 210 *ei* u. *nz*).

Niemals, auch nicht bei den Arten mit sehr kleinen, dotterarmen Eiern, vermag sich eine Keimzelle ohne Unterstützung von Nährzellen zum Ei heranzubilden; hingegen tritt der Fall ein, dass zur Ausbildung eines einzigen Eis mehr als die drei Nährzellen einer Keimgruppe aufgebraucht werden. Dies kann dadurch geschehen, dass im Ovarialschlauch eine zweite oder sogar mehrere Keimgruppen zu vollständiger Rückbildung gelangen; die vier Keimzellen lösen sich auf, während das sonst nur spärlich vertretene Epithel beträchtlich verstärkt wird (Fig. 210 *nk*). Auf diese Weise entsteht eine sogen. Nährkammer, deren Inhalt nach dem völligen Zerfall der „secundären Nährzellen“ in gelöstem Zustande der eibildenden Keimgruppe zugeführt wird. Während die Sommereier im Allgemeinen zu ihrer Ausbildung nur einer einzigen Keimgruppe bedürfen, werden für die grösseren und dotterreichen Wintereier zwei oder mehrere, bei Moïna nicht weniger als zwölf Keimgruppen verwendet, deren Masse der heranwachsenden Oocyte im gelösten Zustande allmälig zugeführt wird (Weismann 1876 u. 1877).

Wenn Weismann die vier eibildenden Zellen der Daphnoiden ohne Weiteres als Keimzellen anspricht, so kommt darin zum Ausdruck, dass auch den drei Nährzellen ursprünglich diese Bedeutung zukam, weshalb sie von anderer Seite direct als Abortiveier bezeichnet werden (Claus 1876). Diese Auffassung wird dadurch bestätigt, dass

Fig. 210. Ovarium von Sida crystallina (nach A. Weismann).
ei Oocyten, *eil* Eileiter, *kgr* Keimgruppen, *kl* Keimlager, *nk* Nährkammer, *nz* Nährzellen.

nach WEISMANN's Beobachtung bei der Wintereibildung die Nährzellen einen Anlauf zur Dotterbildung nehmen, indem sie wie die Oocyte selbst ganz ähnliche Deutoplasmakörner in sich abscheiden, dass fernerhin gelegentlich, aber nur ausnahmsweise, nicht die dritte, sondern die zweite Zelle der Keimgruppe zum Ei wird, und dass endlich für die Bildung der Dauereier mehrere Keimgruppen verwendet werden, von denen man ihres übereinstimmenden Verhaltens wegen mit Sicherheit annehmen darf, sie seien ursprünglich selbst zur Ausbildung eines Eis bestimmt gewesen.

Mit der Eibildung der Daphnoiden zeigt die von **Apus** in so fern eine gewisse Uebereinstimmung, als die Zahl der zur Ausbildung eines Eis verwendeten Zellen bei beiden übereinstimmt; im Uebrigen ist das Bild jedoch dadurch wesentlich verändert, dass die Keimgruppen in Form kugliger Follikel über die Oberfläche des Eierstocks sich vorwölben (Fig. 211 *A*) und dieser dadurch eine traubige Form gewinnt. Aus dem Keimepithel des Ovariums bilden sich Gruppen von je vier Zellen heraus, die in Folge ihrer bald eintretenden Vergrösserung die

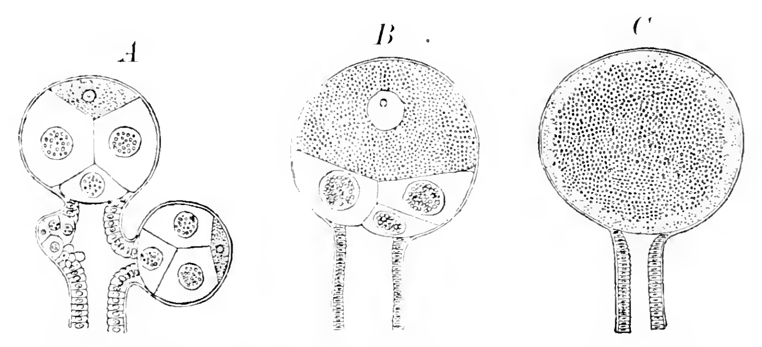


Fig. 211. Eifollikel von Apus cancriformis in verschiedenen Stadien der Ausbildung (nach LUDWIG, aus HATSCHEK's Lehrbuch).
A Stück des Ovarialschlauchs, mit 3 jüngeren Follikeln, *B* Ei mit Nährzellen, *C* ausgebildetes Ei.

Wand etwas vorbuchten (Fig. 211 *A*) und sich so anordnen, dass eine kleinere Zelle distal und die anderen drei proximal zu liegen kommen. Sie unterscheiden sich durch die Structur ihres Protoplasmas wie des Kerns, und man erkennt daran die erstere als Oocyte, die letzteren als Nährzellen (Fig. 211 *A*); das Ganze scheint von einem sehr flachen und spärlichen Epithel umgeben zu sein.

Von Interesse ist, dass die Nährzellen anfangs das Ei an Grösse übertreffen (Fig. 211 *A*), ähnlich wie dies auch bei Ophryotrocha der Fall ist (vgl. Fig. 204 p. 349). Sie sind zu dieser Zeit offenbar sehr thätig in der Bereitung der Nährsubstanzen für das Ei; in Folge dessen nimmt dieses jetzt bedeutend an Umfang zu, während die Nährzellen verhältnissmässig zurücktreten (Fig. 211 *B*) und immer kleiner werden, bis sie zuletzt gänzlich schwinden. Ihre Substanz ist von der wachsenden Oocyte aufgebraucht worden, welche nunmehr allein im Follikel liegt (Fig. 211 *C*) und von hier aus später in den Hohlraum des Ovariums zurücktritt (VON SIEBOLD 1871, H. LUDWIG 1874).

Während bei Apus ähnlich wie bei den Cladoceren eine sehr regelmässige Anordnung der Nährzellen statthat, ist dies bei anderen Phyllopoden (Branchipus, Artemia) nicht der Fall. BRAUER

hält es zwar für wahrscheinlich, dass bei Branchipus jedem Ei eine bestimmte Zahl von Nährzellen zukommt, doch sind die Oocyten selbst nicht regelmässig genug angeordnet (Fig. 212) und die Nährzellgruppen nicht genügend von einander geschieden, als dass sich ein so geregeltes Verhalten wie bei Apus und den Cladoceren herausbilden könnte; jedenfalls aber ist die Zahl der Nährzellen bei Branchipus eine erheblich grössere als bei jenen. Ihre Zahl vermindert sich bei den älteren Eiern, da sie allmälig vom Ei verbraucht und resorbirt werden. Die der Oocyte zunächst liegenden Nährzellen fügen sich sehr dicht an sie an (Fig. 212) und erscheinen fast wie in sie eingepresst, so dass sie offenbar in recht innige Beziehung zu ihr treten. Dieses Verhalten wird auch noch dadurch illustrirt, dass das Keimbläschen an die Nährzellen heranrückt (Fig. 212) und oft in nächster Nähe der in Auflösung begriffenen Nährzelle, d. h. an der Stelle getroffen wird, wo die Aufnahme der Nährsubstanz anscheinend besonders energisch stattfindet (A. Brauer 1892).

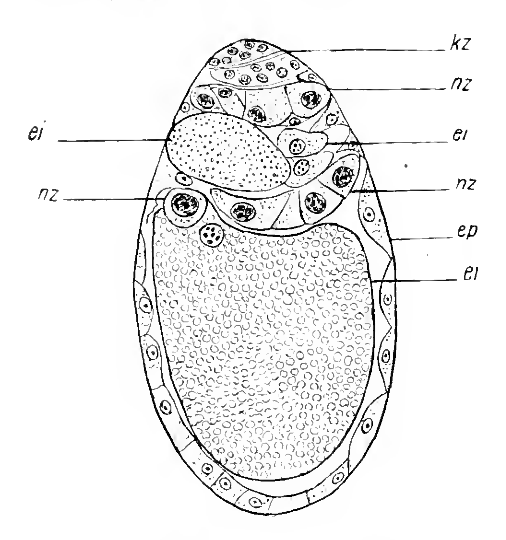


Fig. 212. Querschnitt des Ovariums von Branchipus Grubii (nach A. Brauer).
ei Oocyten, *ep* Epithelzellen des Ovariums, *kz* Keimzellen, *nz* Nährzellen; in der Nähe der letzteren das Keimbläschen.

Eine noch weniger regelmässige Lagerung lassen die Nährzellen bei anderen Crustaceen erkennen; so finden sich in den schlauchförmigen Ovarien von **Cypris** zwischen den hinter und neben einander gelagerten Oocyten die in gleicher Zahl vorhandenen Nährzellen ziemlich regellos vertheilt (Woltereck 1898); doch lässt sich immerhin so viel erkennen, dass auf jede Oocyte eine Nährzelle kommt, welches Zahlenverhältniss zwischen beiden Zellenarten schon früher erwähnt wurde und uns auch bei den Insecten wieder entgegen treten wird, nur allerdings mit dem Unterschied, dass in diesen Fällen stets eine engere Verbindung zwischen Ei- und Nährzelle vorhanden ist.

e) Die Nährkammern der Insectenovarien.

Wie sich bereits aus dem Vorstehenden ergibt, verbindet sich das Auftreten von Nährzellen vielfach mit dem eines Follikels, und dieses Verhalten erlangt vor Allem bei den Insecten eine hohe Ausbildung. Wir lernten die wichtigsten Theile der Insectenovarien bereits früher (p. 318) als schlauchförmige Gebilde, die sog. Eiröhren, kennen, welche in wechselnder Zahl von einem centralen Theil, dem Eierkelch, ausgehen; letzterer führt in den Eileiter. Während in dem früher betrachteten einfachsten Falle von dem am blinden Ende der Eiröhre befindlichen Keimlager die Oocyten sich abheben und durch Umlagerung mit Epithelzellen die in der Eiröhre auf einander folgenden Follikel oder Eifächer sich ausbilden (Fig. 213 *A*, so besonders bei den

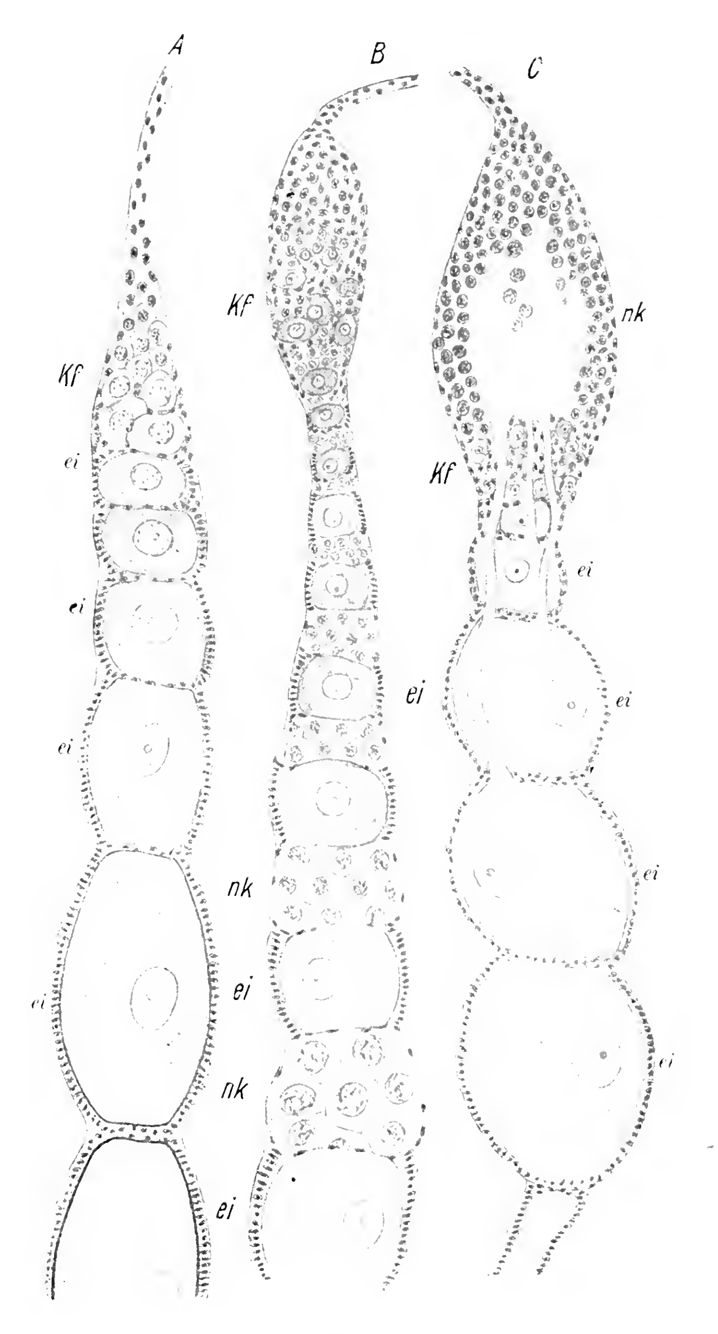


Fig. 213. Insecten-Eiröhren in schematischer Darstellung. *A* ohne Nährkammern (Orthopteren), *B* mit mehrfachen Nährkammern (Coleopteren), *C* mit endständigen Nährkammern und Nährsträngen an den Eiern (Hemipteren).

ei Eifächer, *kf* Keimfach, *nk* Nährkammern.

Orthopteren), schieben sich bei anderen Insecten zwischen die Eifächer noch Nährfächer ein (Fig. 213 *B*). Dieses Verhalten gilt für Neuropteren, Dipteren. Lepidopteren, Hymenopteren und einen Theil der Coleopteren.

Am blinden Ende der Eiröhre, wo sie in den sog. Endfaden übergeht, oder doch in der Nähe desselben, also in der sog. Endkammer befinden sich, noch wenig oder überhaupt nicht deutlich von einander unterscheidbar, dreierlei Zellenelemente, nämlich Epithelzellen, Nährzellen und Oocyten (bezw. Oogonien). Es ist wahrscheinlich, dass die letzteren beiden Zellenelemente genetisch zusammengehören, d. h. dass die Nährzellen auf Keimzellen zurückzuführen sind, während die Epithelzellen von ihnen unabhängig erscheinen. Dieser Standpunkt wird neuerdings von GROSS (1901) sowie PAULKE (1900) sehr entschieden vertreten und entspricht den Ergebnissen der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen von HEYMONS (1892) an Phyllodromia, obwohl bei diesem Insect Nährzellen nicht vorhanden sind (I. Aufl. Spec. Theil p. 841). Beim ausgebildeten Insect ist zwischen den genannten drei Zellenarten in vielen Fällen ein ganz allmäliger Uebergang festzustellen.

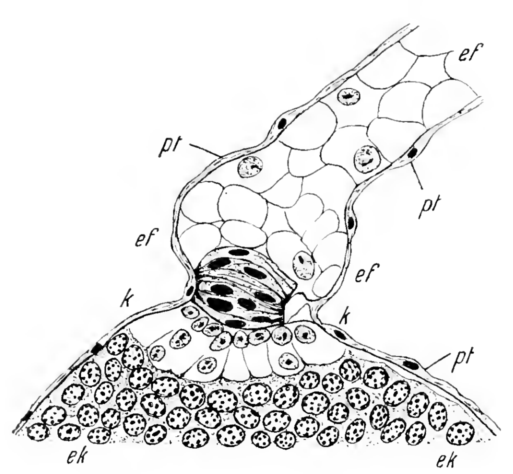


Fig. 214. Längsschnitt durch die Spitze der Eiröhre von Syromastes marginatus (nach J. GROSS).
Zwischen der Endkammer (*ek*) und dem Endfaden (*ef*) befindet sich eine Schicht quergelagerter Zellen und dahinter eine Kappe heller Zellen (*k*), welche dem zelligen Inhalt der Endkammer aufsitzt; *pt* Peritonealhülle.

Letzteres ist auch vielfach bezüglich der zelligen Elemente des Endfadens und denen der Endkammer der Fall, während bei anderen Insecten der Unterschied zwischen dem Inhalt des Endfadens und dem der Endkammer ein sehr ausgesprochener ist, worauf schon weiter oben (p. 319) in Verbindung mit den entwicklungsgeschichtlichen Befunden hingewiesen wurde. Besonders deutlich tritt die Abgrenzung zwischen dem mehr als Ligament anzusehenden Endfaden und der eigentlichen Eiröhre im Ovarium der Hemipteren hervor und ist dort von GROSS neuerdings eingehend untersucht worden (Fig. 214). Der Unterschied zwischen Keimzellen bezw. abortiven Keimzellen (d. h. Nährzellen) und den Epithelzellen des Ovariums ist hier ein sehr in die Augen fallender.

In der Nähe des Keimlagers pflegen die Ei- und Nährzellen noch ziemlich unregelmässig neben einander zu liegen, bis sich dann die letzteren über dem Ei zu einer Gruppe anhäufen, während dieses selbst sich bereits mit Follikelepithel umgeben hat (Fig. 213 *B*); man kann also jetzt abwechselnd Ei- und Nährfächer in der Eiröhre unterscheiden. Die Nährzellen selbst können wie das Ei von einem Epithel umgeben sein und dadurch in einen gemeinsamen Follikel einbezogen

werden, oder sie setzen sich ziemlich scharf vom Eifach als ein gesondertes Nährfach ab (Fig. 213 *B* u. 218). Die Follikel (mit ihren Nährfächern) sitzen entweder mit breiter Fläche an einander (Fig. 218), oder die Eiröhre erscheint zwischen ihnen mehr oder weniger stark eingeschnürt (Fig. 215, 217), so dass sie beim Vorhandensein zahlreicher Eier perlschnurartig gestaltet ist und die Follikel schliesslich nur noch durch einen dünnen Faden mit einander verbunden sind. Die Zahl der Nährzellen ist bei den einzelnen Insecten sehr verschieden und schwankt von einer einzigen (Forficula [Fig. 215], Chironomus [O. Grimm 1872]) bis zu 50 (Procrustes, Apis). Dementsprechend ist auch der Umfang der Nährfächer ein

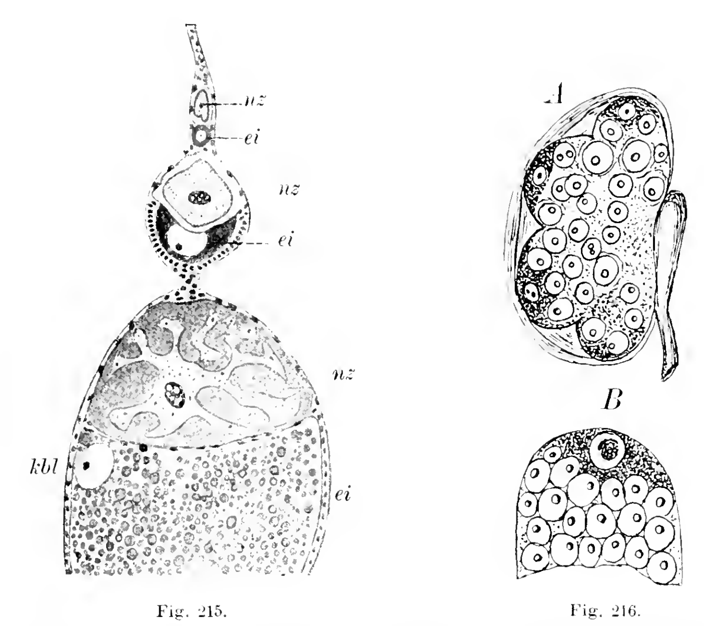


Fig. 215. Fig. 216.

Fig. 215. Eiröhre von Forficula auricularia im Längsdurchschnitt (Original). *ei* Oocyte (umgeben vom Follikelepithel), *kbl* Keimbläschen, *nz* Nährzelle.

Fig. 216. *A* Ovarium eines Embryos mit der Verson'schen Zelle am Ende jedes der vier Ovarialschläuche, *B* blindes Ende des Ovarialschlauchs einer älteren Raupe von Bombyx mori (nach v. la Valette St. George).

sehr verschiedener, doch richtet sich derselbe auch nach dem Alter des Eis; während nämlich anfangs die Nährzellen gegenüber der Oocyte stark überwiegen (Fig. 213, 215, 218), ist später das Umgekehrte der Fall; mit fortschreitendem Wachsthum des Eis treten sie sogar immer mehr zurück, bis sie fast völlig schwinden oder beim Austritt des Eis nur noch ein unscheinbarer Rest des Nährfachs zugleich mit dem zusammengefallenen Follikel als „Corpus luteum“ zurückbleibt (vgl. auch p. 319).

Bei Insecten, welche, wie z. B. die Honigbiene, in kurzer Zeit eine grosse Menge von Eiern hervorbringen, deren Erzeugung also sehr rasch vor sich gehen muss, soll nach Paulcke sogar der ganze Inhalt des Nährfachs zuletzt in das Ooplasma entleert werden. Eine Verschmel-

zung der Nährzellen mit dem Ei nahm auch WEISMANN für die Musciden an, und ähnliche Angaben wie die von PAULCKE macht neuerdings KULAGIN für die Eibildung bei den Dipteren (Zeitschr. f. wiss. Zool. 69. Bd., 1901), doch bedürfen alle diese Angaben jedenfalls einer Nachprüfung.

Ein eigenthümliches und mit dem sonstigen Auftreten der Nährzellen der Insecten wenig übereinstimmendes Verhalten findet sich nach TOYAMA (1894) und VON LA VALETTE ST. GEORGE (1897) in der Ovarialanlage der Raupe des Seidenspinners und wohl auch bei anderen Insecten, indem am blinden Ende der noch sehr jungen Eiröhre eine umfangreiche Zelle ungefähr vom Typus der Nährzellen auftritt, welche die umgebenden Zellen alsbald an Grösse beträchtlich übertrifft (Fig. 216). Diese Zelle ist jedenfalls als eine vorübergehende Bildung anzusehen und darf mit den definitiven Zellenelementen der Eiröhre nicht verglichen werden. Sie findet sich als die sog. VERSON'sche Zelle auch im Hoden vor und soll in dieser Verbindung hinsichtlich ihrer Bedeutung als Nährzelle später (im Cap. V bei Behandlung der Spermatogenese) noch entsprechend gewürdigt werden.

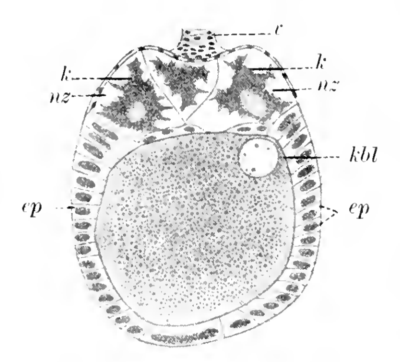


Fig. 217. Ei- und Nährfach der Eiröhre von *Vanessa urticae* (Original).
ep Ovarial-(Follikel-)Epithel. *k* Kerne der Nährzellen (*nz*), *kbl* Keimbläschen, *r* verbindender Strang zweier Fächer.

Die Nährzellen der Insecten sind durch den Besitz sehr grosser, in späteren Stadien oftmals stark verzweigter Kerne (Fig. 215—218) als secernirende Zellen gekennzeichnet, und unter Umständen lässt sich ihre abscheidende Thätigkeit in so fern direct feststellen, als sie kleinste Tröpfchen oder Körnchen an das Ei abgeben (Fig. 218), welche dann in Form einer breiten Strasse zum Keimbläschen hinziehen und dieses umlagern; das Keimbläschen selbst nimmt dabei eine amöboide Gestalt an, indem es jener Nährsubstanz Fortsätze entgegenstreckt (Fig. 218). Alles dies spricht mit Sicherheit für die ernährende Thätigkeit dieser Zellen, wie auch das Bestreben des Keimbläschens mancher Insecteneier, sich den Nährzellen möglichst nahe anzulagern (Fig. 215), welches Verhalten in ganz ähnlicher Weise bereits früher von der Eibildung der Crustaceen erwähnt wurde (Fig. 212 p. 356). Uebrigens sucht sich zuweilen das Ei selbst den ernährenden Zellen mehr zu nähern und seine Berührungsfläche mit ihnen zu vergrössern, indem es einen langen Fortsatz tief in die Nährkammer hineinstreckt, wie LEYDIG (1867) dies bei Bombus, und wir (1886 und 1889) bei Dytiscus beobachteten. Ganz neuerdings wird das gleiche Verhalten auch von PAULCKE (1900) für die Biene beschrieben.

Die hier gegebene Schilderung gilt für Eiröhren mit mehrfachen Nährkammern, doch gibt es auch solche mit einfacher Nährkammer, und zwar wird bei diesen die Endkammer zum Nährfach. So verhalten sich besonders die Hemipteren und ein Theil der Coleopteren. In der oft höchst umfangreichen Endkammer werden Nährzellen in grosser Menge angehäuft (Fig. 213 *C*), und es scheint, dass die von ihnen producirten Stoffe den Eiern in

flüssiger Form zugeführt werden, da die vom Follikelepithel umschlossenen Eier recht weit vom Nährfach entfernt und jedenfalls durch jüngere Eier von ihm getrennt sind. Uebrigens liegt auch noch eine als Keimzone angesehene Schicht kleiner Zellen zwischen ihnen und der endständigen Nährkammer (Fig. 213 *C*), und sie ist es wohl, die hauptsächlich von der in der letzteren producirten Nährsubstanz Vortheil zieht. Bei den Hemipteren wird jede Schwierigkeit der Trennung von Ei- und Nährkammer übrigens dadurch beseitigt, dass die Eier beim Herunterrücken in der Eiröhre mit der Nährkammer durch einen protoplasmatischen Strang (den sogen. Dottergang) verbunden bleiben (Fig. 213 *C*). Diese Stränge, welche an die oben von Bombus und Dytiscus erwähnten stielartigen Eifortsätze, sowie an die Eistiele anderer Thiere, besonders der Muscheln, erinnern (vgl. p. 311 u. 312), können in den Fällen, wenn sich das noch immer wachsende Ei weiter von der Nährkammer entfernt, recht lang werden, so bei Nepa, bei der man sie im Follikelepithel der einzelnen Eifächer bis hinauf zur Endkammer verfolgen kann. In dieser letzteren, und zwar besonders in den centralen Theilen, findet ganz wie in den oben erwähnten, der Verbindungsstränge entbehrenden Endkammern der Coleopteren eine fortwährende Auflösung von Nährzellen statt, deren Substanz durch die Verbindungsstränge den Eiern zugeführt wird.

Fig. 218. Längsschnitt eines Theils der Eiröhren von Dytiscus marginalis (Original).
eif Eifach, *nf* Nährfach, die Keimbläschen mit amöboiden Fortsätzen und von Nährsubstanz umlagert. Das mittlere Nährfach, von dem zur Zeit keine Absonderung von Nährsubstanz stattfindet, ist deshalb nicht ausgeführt.

Die Einrichtungen für die Ernährung des wachsenden Insecteneis sind somit recht verschiedenartiger Natur; ausserdem unterliegt es keinem Zweifel, dass früher oder später, entweder gleichzeitig mit den Nährzellen oder nach deren Rückbildung, auch das Follikelepithel an der Ernährung des Eis betheiligt ist, worauf bereits weiter oben (p. 319) hingewiesen wurde. Da es Eiröhren ohne Nährzellen gibt, in denen die Eier völlig vom Epithel umschlossen sein können, ist die Theilnahme des Follikels an der Ernährung übrigens so gut wie selbstverständlich (Stein 1847, Lubbock 1859, Leuckart 1853 und 1865, Leydig 1867, Claus 1864, Korschelt 1886 und 1887, v. Wielowiejski 1886 u. A.).

Zusammenfassend sei noch bemerkt, dass man die Insectenovarien nach der Art und Weise, wie sich die Eibildung in ihnen vollzieht, eintheilen kann:

1. in solche ohne Nährzellen und Nährkammern (Fig. 213 *A*),
2. in solche mit mehrfachen, zwischenständigen Nährkammern (Fig. 213 *B*),
3. in solche mit einfacher, endständiger Nährkammer (Fig. 213 *C*).

f) Die „Dotterzellen" und Dotterstöcke der Rotatorien und Plathelminthen.

Das Verhalten der Insecten mit endständiger Nährkammer, bei welchen die ganze Masse der Nährzellen in einem von den Eifollikeln getrennten Nährfach angehäuft wird, leitet gewissermaassen schon hinüber zur Ausbildung eines Dotterstocks, wie er bei Rotatorien und Plathelminthen auftritt. Als Dotterstock bezeichnet man einen besonders differenzirten Theil des Ovariums, welcher mit Nährzellen erfüllt ist, die entweder nur ihr Secret an die im Ovarium heranwachsenden Eier abgeben oder selbst den Eiern, und zwar ausserhalb des Ovariums, beigefügt werden. Im letzteren Fall findet eine Abtrennung des Dotterstocks vom Ovarium statt, der damit zu einem selbstständigen Organ wird.

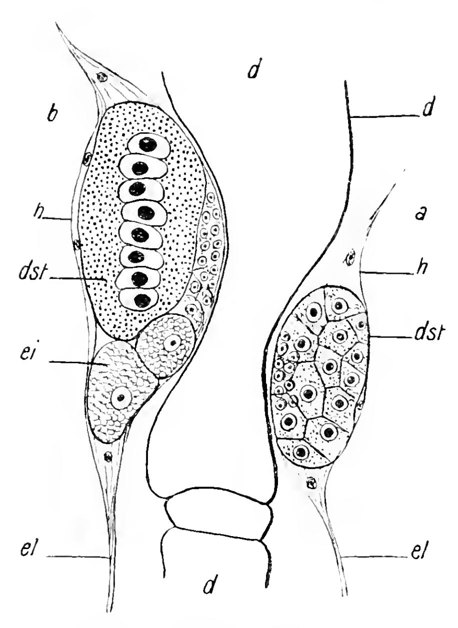


Fig. 219. Geschlechtsorgane von Callidina symbiotica (nach Zelinka).
Der rechts liegende Keimdotterstock (*a*) weniger, der links liegende (*b*) weiter ausgebildet, an beiden gegen den Darm hin das Keimlager durch die kleineren Kerne bemerkbar.
d Darm, *dst* Dotterstock, *ei* heranwachsende Oocyten, *el* Anlage des Eileiters, *h* bindegewebige Hülle.

In dem unpaaren und nur selten, z.B. bei den Philodineen, paarigen Ovarium der **Rotatorien** sondert sich der grössere Theil dadurch von dem eibereitenden Abschnitt, dass eine Anzahl — und zwar zumeist acht — Zellen sich an einander lagern, wobei schliesslich ihre Abgrenzung gegen einander verloren geht; dies ist der sog. Dotterstock (Plate 1885, Fig. 219 *b dst*). Seine in der Jugend nicht besonders umfangreichen Zellen (Fig. 219 *a dst*) zeichnen sich später durch bedeutende Grösse und chromatinreiche Kerne aus, d. h. ihre Structur entspricht derjenigen der Nährzellen anderer Thiere. An den Dotterstock fügt sich seitlich ein recht zellenarmes Keimlager an (Fig. 219 *A a* u. *b*); von dessen hinterem Ende sich einzelne grössere Zellen als junge Oocyten abheben. Dieselben wachsen nach der allgemeinen Annahme hauptsächlich durch die ihnen vom Dotterstock zugeführte Substanz, welche entweder direct an sie abgegeben wird, oder in flüssiger Form durch eine den Dotterstock umgebende sehr zarte Membran in sie eintritt. Mit der Grössenzunahme der Oocyten,

und zumal wenn die letzten derselben im „Keimdotterstock“ zur Ausbildung gelangen, nehmen die Nährzellen ganz beträchtlich an Umfang ab, und der vorher so ansehnliche Dotterstock tritt jetzt ganz zurück (PLATE 1885, ECKSTEIN 1884, TESSIN 1886, ZELINKA 1886 und 1888 u. A.).

Für einige Räderthiere, z. B. für Atrochus (WIERZEJSKI 1893), ist das Fehlen eines Dotterstocks angegeben worden, doch ist dabei zu berücksichtigen, dass das Vorhandensein des Dotterstocks oft nicht ganz leicht festzustellen ist, und dass er bei Räderthieren, denen er zu fehlen schien, später doch aufgefunden wurde. Immerhin würde es jedoch nach der Analogie mit anderen Thierformen nichts Auffallendes haben, wenn

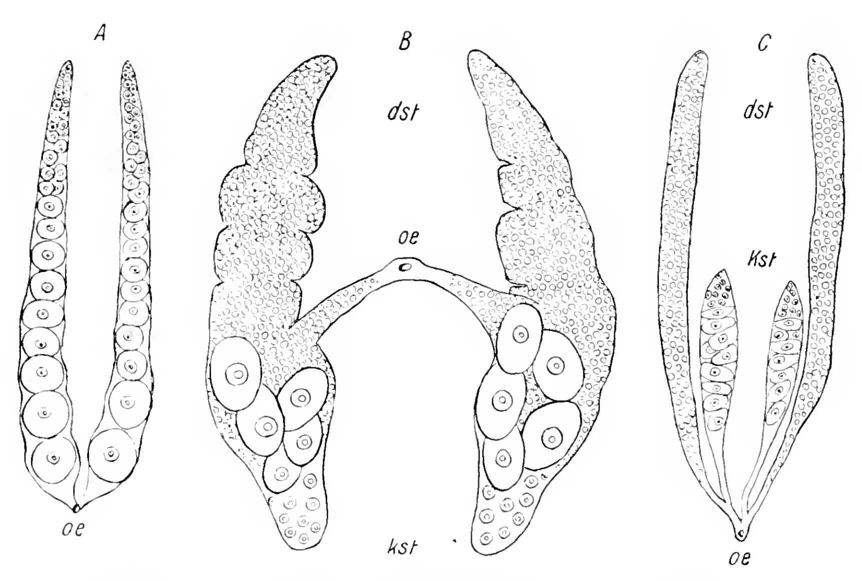


Fig. 220. Die weiblichen Geschlechtsorgane von Aphanostoma diversicolor (*A*), Cylindrostoma quadrioculatum (*B*) und Provortex balticus (*C*) (nach L. v. GRAFF).

A Ovarien, *B* Keimdotterstöcke, *C* Keim- und Dotterstöcke. *dst* Dotterstock, *kst* Keimstock, *oe* Geschlechtsöffnung.

bei einigen, vielleicht besonders primitiven Formen ein Dotterstock nicht zur Ausbildung gelangt wäre, besonders im Hinblick auf das Verhalten der jetzt zu besprechenden Turbellarien.

Die Ausbildung des Dotterstocks erreicht ihre grösste Vollkommenheit bei den **Plathelminthen**, indem er hier als ein besonderes Organ vom Ovarium ganz abgetrennt wird. Mit der Entwicklung der oft sehr umfangreichen Dotterstöcke stellen sich complicirtere Verhältnisse ein, welche ihre Erklärung durch die zum Theil noch recht einfache Gestaltung dieser Organe bei den Turbellarien finden (HALLEZ 1879, L. v. GRAFF 1882). Unter den Rhabdocölen kommen solche mit paarigen, schlauchförmigen Ovarien vor (Acöle, Macrostoma u. a.), denen Dotterstöcke gänzlich fehlen (Fig. 220 *A*) und bei denen neben den jungen Oogonien und Oocyten höchstens kleine „abortive Keimzellen“ vorhanden sind, welche als Nährzellen fungiren (so nach

v. Graff bei den Acölen.) Hierin würde die erste Andeutung zur Ausbildung eines Dotterstocks zu sehen sein, welcher dann etwas deutlicher schon darin zum Ausdruck kommt, dass ein Theil des Ovariums, nicht unähnlich dem Verhalten der Rotatorien sich nur mit Nähr-(oder Dotter-)Zellen anfüllt, wodurch also ein „Keimdotterstock" gebildet wird (Fig. 220 *B*). Beide Abschnitte können ohne scharfe Grenze in einander übergehen (Prorhynchus) oder sich deutlich und auch schon äusserlich bemerkbar von einander absetzen (Cylindrostoma). Das letztere Verhalten führt bereits dazu, dass der ernährende von dem keimbereitenden Abschnitt (Ovarium) als Dotterstock abgetrennt wird und dann als ein den Ovarien ähnliches, besonderes schlauchförmiges Gebilde in den Eileiter mündet (Fig. 220 *C*). Letzteres Verhalten findet man bei den meisten Rhabdocölen, und es complicirt sich noch dadurch, dass an dem Schlauch Ausbuchtungen auftreten und in Folge dessen follikelartige Bildungen zu Stande kommen. Die Verzweigung der Dotterstöcke und die damit verbundene Differenzirung besonderer Ausführungsgänge, sowie die Vergrösserung ihres Umfanges nimmt allmälig grössere Dimensionen an, so dass man sie durch einen grossen Theil des Körpers verbreitet findet (Dendrocölen, Trematoden, Cestoden).

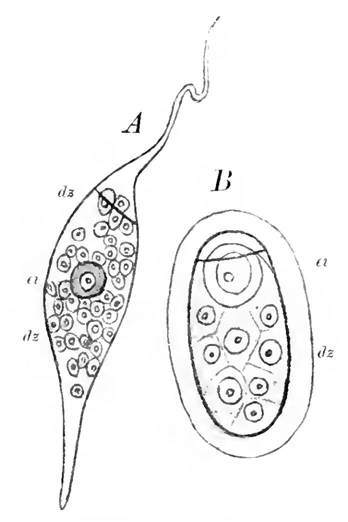


Fig. 221. Gedeckelte Eier von Microcotyle mormyri (*A*) und Distomum tereticolle (*B*) mit je einer Eizelle (*ei*) und einer Anzahl Dotterzellen (*dz*) nach Lorenz und Schauinsland).

A Eischale mit fadenförmigem Fortsatz; *B*, die gedeckelte Eischale, ist von einer Gallerthülle umgeben.

In den meisten Fällen geben die Dotterstöcke nicht ein Secret, sondern ganze Zellen ab, welche sich mit den Oocyten vereinigen. Letzteres geschieht in der Weise, dass die Eizelle mit einer Anzahl Dotterzellen von der Eischale umschlossen wird (Trematoden, Cestoden, Rhabdocöla, Fig. 221 *A* u. *B*), oder dass mehrere Eizellen mit sehr vielen Dotterzellen zusammen in einen Cocon gebracht werden (Dendrocöla, Rhabdocöla). Die Zahl dieser Dotterzellen ist sehr gross und wird in einem Cocon von Planaria polychroa auf 10000 geschätzt, während im gleichen Cocon nur vier bis sechs Eizellen vorhanden sind; die Zahl der letzteren kann sich übrigens in einem Cocon auf 20—40 steigern (Dendrocölum lacteum nach Jijima). Die Dotterzellen werden allmälig, indem sie zerfallen, von dem in der Entwicklung begriffenen Ei aufgebraucht.

Die Cocons der Turbellarien werden gewöhnlich schlechthin als Eier bezeichnet; auffallend ist bei dieser Art und Weise der Eibildung, dass bei einigen Turbellarien (Mesostoma) auch sog. Sommer- und Wintereier, d. h. also wohl Cocons mit dünner, durchsichtiger Hülle und andere mit brauner, fester Schale, zur Beobachtung gelangten; die ersteren sind kleiner, die letzteren bedeutend grösser (L. v. Graff: Monographie der Rhabdocölen).

Gerade das letztere Verhalten zusammen mit der schon früher betonten gleichartigen Entstehung und Beschaffenheit der Ei- und Nährzellen weist darauf hin, dass sie ursprünglich völlig gleicher Natur waren. Bei den Polycladen, welche keine Dotterstöcke besitzen, sollen gelegentlich mehrere Eier in eine Kapsel abgelegt werden, von denen jedoch nur eines zur Entwicklung gelangt. Diese letztere Erscheinung findet sich als ein regelmässiges Vorkommniss bei den Oligochaeten und Gastropoden (vgl. den Spec. Theil I. Aufl. p. 186 u. 989), indem zumal bei den letzteren von mehreren hundert in einen Cocon abgelegten Eiern nur einige wenige zur Entwicklung gelangen, während die anderen zu Grunde gehen und allem Anschein nach zur besseren Ernährung der wenigen begünstigten Embryonen verwendet werden. Die wiederholt ausgesprochene Vermuthung, die Dotterzellen der Plathelminthen wie auch die Nährzellen anderer Thiere als abortive Eizellen und die Dotterstöcke als einen zur Nährzellenerzeugung umgewandelten Theil des keimbereitenden Organs anzusehen, liegt demnach ganz ausserordentlich nahe (Gegenbaur, Balfour, Hallez u. A.).

Anhang I.

Erzeugung von Eiern und Spermatozoen in ein- und derselben Keimdrüse (Zwitterdrüse).

In seltneren Fällen werden Eier und Spermatozoen in ein und derselben Gonade gebildet. Der Hermaphroditismus ist bekanntlich eine sehr verbreitete Erscheinung und findet sich in allen Abtheilungen

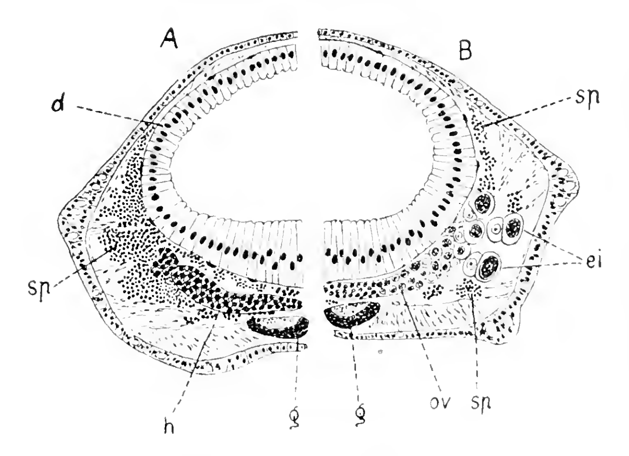


Fig. 222. Ophryotrocha puerilis. Zwei Querschnitthälften durch zwei vordere Körpersegmente, wovon das eine, im Körper mehr nach vorn gelegene (auf der Figur linke, *A*) vorwiegend männlich, das andere etwas weiter nach hinten liegende (auf der Figur rechte, *B*) vorwiegend weiblich ausgebildet ist (Original). *d* Darm, *ei* Oocyten mit Nährzellen, *g* Ganglien, *h* Hoden, *sp* Spermatozoen, *ov* Ovarium.

des Thierreichs; er tritt gewöhnlich in der Form auf, dass Eier und Spermatozoen auf besondere Keimdrüsen vertheilt sind; uns interessirt hier die Entstehung der beiderlei Geschlechtsproducte in ein und derselben Keimdrüse, wie sie gelegentlich vorkommt. Ein solcher Fall tritt uns z. B. bei Ophryotrocha entgegen, deren Keimdrüsen als peritoneale Wucherungen an den Dissepimenten ihren Ursprung nehmen und als sehr primitive, aus einer blossen

Zellanhäufung bestehende Ovarien oder Hoden erscheinen (Fig. 222). Hier können nun gleichzeitig in derselben Keimdrüse Eier und Spermatozoen entstehen, so dass man in der betreffenden Segmenthöhle die männlichen und weiblichen Geschlechtsproducte neben einander vorfindet (Fig. 222).

Aehnliche Verhältnisse finden sich nach EISIG (Mitth. Zool. Station Neapel. 2. Bd. 1881) bei Hesione, in deren Genitalschläuchen die weiblichen Keimzellen und Oocyten direct von den männlichen Zellen umlagert werden. Auch bei den Nemertinen können männliche und weibliche Geschlechtsproducte in ein und derselben Gonade erzeugt werden, so bei Stichostemma eilhardi nach MONTGOMERY 1895; doch pflegt in diesem Fall die männliche Geschlechtsreife der weiblichen vorauszugehen, was übrigens auch bis zu einem gewissen Grade bei Ophryotrocha der Fall ist.

Fig. 223. Ein kleines Stück der Zwitterdrüse von Helix im Durchschnitt.
ei Oocyten, *ep* Epithel der Wandung (Keimepithel), *sp* Spermatogonien, Spermatocyten und Spermatozoen.

Bei den Echinodermen, die nur ganz ausnahmsweise Hermaphroditen sind, erzeugen bei einigen wenigen Formen (Asterina, Amphiura, Synapta) dieselben Geschlechtsschläuche sowohl Eier wie Spermatozoen, jedoch nicht gleichzeitig, sondern allem Anschein nach in der Weise, dass die Ausbildung der einen der beiden Geschlechtsproducte vorausgeht und erst nachträglich die der anderen folgt.

Dies ist also dieselbe Erscheinung, wie sie auch bei hermaphroditischen Formen beobachtet wird, bei welchen die Geschlechtsproducte in getrennten Keimdrüsen (Ovarien und Hoden) entstehen. Auch hier pflegt die Reife der einen derjenigen der anderen Geschlechtsproducte vorauszugehen, und zwar zumeist in der Weise, dass das Thier zuerst als Männchen und später als Weibchen functionirt (Proterandrie), während das umgekehrte Verhalten (die Protogynie) nur selten vorzukommen scheint. Uebrigens kann unter Umständen ein und dasselbe Thier anfangs eingeschlechtig, später zwitterig und zuletzt wieder eingeschlechtig sein, wie BABOR dies bei Nacktschnecken beobachtete. Eine eingehendere Behandlung dieser Verhältnisse findet sich bei MONTGOMERY (1895) und WHEELER (Myzostoma 1896); sodann hat sie BABOR (1898) besprochen.

Das häufig erwähnte Auftreten von Eiern an der Oberfläche der Hoden

bei den Phalangiden ist in Folge seines verhältnissmässig seltenen Vorkommens mehr als eine Abnormität aufzufassen, da diese Eier später wieder zur Rückbildung gelangen (BLANC, RÖSSLER). Aehnliches ist von den Hodenschläuchen eines Amphipoden (Orchestia) angegeben worden (NEBESKI), und als ein entsprechendes Verhalten muss wohl auch das ziemlich häufig beobachtete Auftreten von Eiern im Hoden der Amphibien angesehen werden. Besonders bei den Fröschen und Kröten, gelegentlich aber auch bei den Urodelen können diese und jene Individuen vereinzelte Eier von grösserer oder geringerer Ausbildung im Hoden aufweisen, so dass thatsächlich eine Art von Zwitterdrüse zu Stande kommt. Ausserdem findet sich ja bei den Kröten am Hoden noch das BIDDER'sche Organ, welches Eier in verschiedenen Entwicklungsstufen enthält. Diese Verhältnisse sind von LA VALETTE ST. GEORGE, SPENGEL, KNAPPE, HOFFMANN und einer Reihe anderer Forscher bearbeitet worden; eine Zusammenstellung und neue Angaben enthält die kürzlich veröffentlichte Abhandlung von FRIEDMANN (1898).

Das bekannteste Beispiel der gleichzeitigen Ausbildung von Eiern und Spermatozoen in derselben Keimdrüse bieten die Mollusken, Lamellibranchiaten und speciell die Gastropoden dar, bei welchen unter den Pulmonaten, Opisthobranchiern und Pteropoden diese Erscheinung die Regel bildet und in Folge dessen eine sog. Zwitterdrüse zur Ausbildung kommt. In dieser werden in ähnlicher Weise, wie es schon von Ophryotrocha erwähnt wurde, dicht neben einander Eier und Spermatozoen erzeugt (Fig. 223). Die Zwitterdrüse der Gastropoden stellt ein gelapptes Organ dar, dessen Hohlraum von den heranreifenden Eiern und Spermatozoen dicht erfüllt ist.

Die unregelmässige Nebeneinanderlagerung der beiderlei Geschlechtszellen kommt übrigens nicht der Zwitterdrüse aller Gastropoden zu, sondern bei den Opisthobranchiern kann sich eine Differenzirung in so fern herausbilden, als Eier und Spermatozoen an getrennten Stellen der Gonade entstehen; so findet man sowohl bei Opisthobranchiern wie Pteropoden, dass bestimmte Acini der Keimdrüse nur Spermatozoen erzeugen, während in anderen nur Eier vorhanden sind. Bei Pneumodermon und besonders deutlich bei Clionopsis grandis finden sich (nach Untersuchungen von MEISENHEIMER) die verschiedenen Stadien der Samenzellen in grosser Masse im Innern der Zwitterdrüse und an der Peripherie derselben die weiblichen Keimzellen, Oogonien und Oocyten, welche die Masse der männlichen Zellen, übrigens direct an sie angrenzend, schalenförmig umgeben. Die männlichen Zellen scheinen den weiblichen in der Ausbildung voraus zu sein. Wenn schliesslich ein Theil der Gonade nur männliche, der andere allein weibliche Geschlechtszellen hervorbringt und ausserdem die Ausbildung der einen derjenigen der anderen vorausgeht, wie es ebenfalls bei den Pteropoden vorkommt, so wird am Ende wieder eine weitergehende Sonderung der Keimdrüsen erzielt.

Die Litteratur zu Anhang I findet sich in dem Litteraturverzeichniss am Schluss des Capitels.

Anhang II.

Die frühzeitige Sonderung der Keimzellen und die Differenzirung des Geschlechts.

a. Die frühe Sonderung der Keimzellen.

Bei Besprechung der Eibildung trat uns verschiedentlich die Frage entgegen, ob die Keimzellen an den Stellen, wo man sie im Körper auftreten sieht, durch Umwandlung der betreffenden somatischen Zellen entstehen, oder ob sie von vornherein unabhängig von diesen sind und sogar in einem strengen Gegensatz zu ihnen stehen. Für gewöhnlich sind es ganz bestimmte Schichten und Stellen des Körpers, aus denen die Genitalzellen hervorgehen, so z. B. bei den Medusen, das Manubrium, Parthien unter den Radiärcanälen, bei den Scyphomedusen und Anthozoen besonders differenzirte Stellen der Wandung des Gastrovascularraumes oder bei vielen höheren Thierformen Wucherungen des peritonealen Epithels. Sowohl im letzteren Fall, d. h. bei den höher und höchst entwickelten Thierformen (Anneliden, Arthropoden, Mollusken, Vertebraten), wie auch bei den nieder stehenden Metazoen, wie den Poriferen mit ihren im ganzen Körper verbreiteten Geschlechtszellen oder bei den Cölenteraten, bei denen die Bildung der Geschlechtsproducte an sehr verschiedenen Stellen des Körpers erfolgt, nahm man an, dass die betreffenden Epithel- oder anderen Zellen die Geschlechtszellen lieferten, also die Fähigkeit haben müssten, sich zu solchen umzuwandeln. Als auffallend erscheint dabei, dass die Keimzellen bei ihrer Entstehung nicht an ein bestimmtes Keimblatt gebunden sind, selbst bei den Cölenteraten nicht, bei denen sie sowohl im Ectoderm (Hydrozoen) wie auch im Entoderm (Scyphozoen) ihren Ursprung nehmen können. Bei den höheren Formen allerdings sieht man sie wohl fast ausschliesslich im Zusammenhang mit dem mittleren Keimblatt entstehen, obwohl es auch hier nicht an Angaben fehlt, welche sie auf das eine oder andere der beiden primären Keimblätter zurückführen. Derartige Beobachtungen wie auch das sonstige verschiedenartige Verhalten der Genitalzellen gegen die Keimblätter (Cölenteraten) und die Fälle, in welchen sie sich von den letzteren ganz unabhängig zeigen, lassen vermuthen, dass die Keimzellen von Anfang an gesondert von den somatischen Zellen bleiben und in denjenigen Fällen, in welchen sie aus diesen hervorzugehen scheinen, nur secundär mit den betreffenden Zellschichten in Verbindung getreten sind, ohne durch ihr morphologisches Verhalten von den sie umgebenden Zellen wesentlich unterschieden zu sein.

Derartige Vermuthungen werden jedenfalls sehr nahe gelegt durch die sich mehrenden Beobachtungen, welche eine ausserordentlich frühe Sonderung der Keimzellen betreffen. Wenn wir diesen jetzt eine etwas nähere Betrachtung widmen, so beginnen wir unsere Darstellung am besten mit einer Gruppe der vorerwähnten hoch entwickelten Thierformen, bei denen bisher die Entwicklung der Geschlechtszellen aus dem Mesoderm und speciell aus einer Wucherung der Cölomwand

als ziemlich sicher und fast selbstverständlich angesehen werden dürfte, nämlich mit den **Vertebraten**. Für sie liegt eine Anzahl von Beobachtungen vor, welche für eine sehr frühe Differenzirung der Keimzellen sprechen. Sehr positiv lauten in diesem Sinne die Angaben von Eigenmann (1897) für einen Teleostier (Cymatogaster aggregatus). Bei diesem soll die Sonderung der Urkeimzellen bereits bei der Eifurchung und zwar mit der fünften Zellgeneration eintreten. Die Vermehrung derselben ist anfangs nur unbedeutend und gering; sie bleiben ungefähr in gleicher Zahl erhalten, bis der junge Fisch etwa 6 mm Länge erreicht hat. Einige von ihnen verlieren sich im Körper, im Uebrigen ist aber ein scharfer Unterschied zwischen den somatischen und Geschlechtszellen vorhanden. Bis zu dem erwähnten Stadium von 7 mm verhalten sich die Genitalzellen indifferent; dann beginnen sie sich wieder zu theilen und die beiden Geschlechtsleisten zu bilden. Offenbar findet nunmehr eine Verbindung mit dem peritonealen Epithel zur Bildung der Keimdrüse (des Ovariums oder Hodens) statt, in welcher Hinsicht wir auf das früher (p. 326 ff.) Gesagte verweisen.

Diese Darstellung trifft ungefähr mit derjenigen zusammen, welche M. Nussbaum schon vor längeren Jahren (1880) von der ausserordentlich frühen Differenzirung, wenn nicht völligen Unabhängigkeit der Keimzellen niederer Wirbelthiere (Amphibien und Knochenfische) gab. Nach ihm unterscheiden sich die eigentlichen Keimzellen von Anfang an durch ihre Structur und Grösse von den übrigen Zellen der Geschlechtsdrüsen und sind in den frühen Stadien als ein Complex lange Zeit dotterhaltiger Zellen kenntlich. Als solche beschreibt sie neuerdings auch Wheeler (1900) von Petromyzon in einem ziemlich frühen Stadium zur Zeit der Differenzirung des mittleren Keimblatts. Es handelt sich um grosse Zellen, die in enger Verbindung mit dem Entoderm stehen, auffallend dotterhaltig sind und dies lange bleiben. Die Keimzellen werden auch hier allmälig von kleineren Zellen umlagert, wodurch es zur Bildung der Keimdrüse kommt.

In ebenso entschiedener Weise, wie dies früher von Seiten Nussbaum's geschah, vertritt neuerdings Beard (1900) für die Selachier die Unabhängigkeit der Keimzellen von den somatischen Zellen. Es handelt sich um jene grossen Zellen („Ureier, primitive ova"), die schon von Balfour, Rückert, Rabl und den anderen Untersuchern der Selachierentwicklung gesehen und mit mehr oder weniger grosser Sicherheit für Keimzellen gehalten wurden. Rückert fand diese Keimzellen im ventralen Abschnitt der Urwirbel, seinem Gonotom, und auch Rabl konnte sie zwischen den kleineren Zellen der Urwirbel feststellen. Bei jüngeren Embryonen liegen sie nach Rabl nicht in den Urwirbeln, sondern ventral von diesen in der Splanchno- und Somatopleura der hinteren Rumpfhälfte. Dies war bei Embryonen von 18 Urwirbeln der Fall, doch hält es Rabl für nicht unwahrscheinlich, dass auch noch früher Urkeimzellen vorkommen. Nach Beard's Beobachtungen verhält sich dies nun thatsächlich so, und nach seiner Angabe lassen sie sich bereits zu einer Zeit unterscheiden, die man etwa als das Ende der Furchung bezeichnen könnte, und zu der von einer Anlage des Embryos noch nicht die Rede ist.

Merkwürdiger Weise sind diese Keimzellen im Körper sehr zerstreut und finden sich, wie auch schon früher bekannt war, an recht verschiedenen Stellen, Geweben und Organen des sich weiter entwickelnden Embryos. Viele von ihnen gehen offenbar zu Grunde; andere nehmen die schon

oben angedeutete regelmässige Lagerung an und liefern jedenfalls unter Hinzutreten mesodermaler Zellenelemente die Keimdrüsen. Der Nachweis, wie dies geschieht, ist, wie schon früher erwähnt, von BEARD's ausführlicher Arbeit zu erwarten, auf die er sich in der bisher vorliegenden Mittheilung fortdauernd bezieht.

Nicht ganz unähnlich der für die Wirbelthiere geltenden Anschauung leitet man auch bei den **Arthropoden** die Keimdrüsen von Wucherungen der Cölomwandungen (Ursegmenten) her, speciell für die **Insecten** ist diese Auffassung auf Grund eingehender Untersuchungen von verschiedenen Forschern vertreten worden (HEYMONS, WHEELER, GRABER u. A.; vgl. auch den Spec. Theil p. 836 ff.). Danach erschienen die Keimzellen selbst als umgewandelte Epithelzellen des Cöloms, jedenfalls schien ihre mesodermale Natur, wie HEYMONS sagt, über jeden Zweifel erhaben. Es muss allerdings hinzugefügt werden, dass schon seit langen Jahren für einzelne Insecten eine sehr frühzeitig stattfindende Differenzirung der Keimzellen bekannt war: so sollten dieselben bei Dipteren und Aphiden als besondere Zellengruppen noch vor der Bildung der Keimblätter sich anlegen. Man hielt dieses Verhalten für eine Ausnahme und suchte es damit zu erklären, dass die rasch eintretende Fortpflanzungsfähigkeit die frühe Ausbildung der Geschlechtsproducte mit sich bringe. Die neueren Untersuchungen von HEYMONS zeigten jedoch, dass auch bei solchen Insecten, für welche man früher eine mesodermale Entstehung der Keimzellen angenommen hatte, z. B. bei verschiedenen Orthopteren, dieselben, wie in jenen scheinbaren Ausnahmefällen, noch vor der Differenzirung der Keimblätter zur Sonderung gelangen. Bei Forficula sah HEYMONS die Genitalanlage am hinteren Ende des Eis als eine Zellengruppe von dem noch völlig undifferenzirten Blastoderm zur Ausbildung kommen; bei den Orthopteren liegen die Verhältnisse in so fern etwas verschiedenartig, als bei Periplaneta orientalis und Gryllus campestris die Keimzellen zwar ebenfalls sehr früh aus einer am Hinterende des Embryos gelegenen Vertiefung (der Geschlechtsgrube) hervorgehen, jedoch erst nach erfolgter Sonderung des Mesoderms, so dass sie eigentlich aus ectodermalen Theilen entstehen. Ein ganz entsprechendes Verhalten fand WOODWORTH bei Euvanessa. Die einwandernden Zellen unterscheiden sich schon bald von den Mesodermzellen. Letzteres ist zunächst nicht der Fall bei Phyllodromia germanica und Gryllus domesticus, obwohl auch hier die Geschlechtsgrube und die von ihr ausgehende Zelleinwanderung vorhanden sind. Bei den letztgenannten Insecten ist daher bei Unkenntniss der gesonderten Entstehung der Keimzellen ihre Unterscheidung von den Mesodermzellen sehr schwierig, und die früher auch von HEYMONS gemachte Annahme, dass sie von den letzteren d. h. von Zellen der Ursegmente herstammen, ist daher sehr erklärlich. Während also bei manchen Insecten die Keimzellen sich erst sehr spät von den somatischen Zellen absondern, ist dies bei anderen weit früher der Fall und bei einigen soll es sogar in den ersten Furchungsstadien eintreten, indem sie bei den Dipteren bereits zu dieser frühen Zeit als die sogen. Polzellen abgesondert würden (Spec. Theil I. Aufl. p. 845 ff.).

Was die Polzellen betrifft, so hat man ihren Uebergang in die Keimzellen immer mit ziemlicher Sicherheit angenommen (WEISMANN, METSCHNIKOFF, BALBIANI u. A.); vor nicht langer Zeit trat dann RITTER (1890)

sehr entschieden für die Entstehung der Keimdrüsen aus den Polzellen ein, bis zu welchen letzteren man ihre Anlage direct zurückverfolgen könne. Bei Chironomus, für welchen diese Darstellung gilt, scheinen sie länger deutlich erhalten und erkennbar zu bleiben, während dies offenbar bei anderen Dipteren, z. B. den Musciden, nach den neueren Angaben von W. Noack (1901) nicht der Fall ist und hier bei genauerer Nachforschung die Herkunft der Keimdrüsen von den Polzellen mindestens zweifelhaft bleiben musste.

Nicht unähnlich dem Verhalten der Dipteren sollte auch bei den Aphiden der Ursprung der Keimdrüsen auf einen Zellencomplex zurückzuführen sein, welcher bereits in sehr früher Zeit von einer Einstülpung am Hinterende des Embryos aus entstehe und sich direct bis zur Umbildung in die Keimdrüsen weiter verfolgen liesse (Balbiani, Witlaczil). In diesem Fall sollte die Gesammtheit der Keimzellen sogar auf einige wenige Zellen, wenn nicht eine einzige Zelle zurückzuführen sein, aus welcher jener Zellencomplex hervorging.

Erweist sich das für die Dipteren und Aphiden beschriebene Verhalten als giltig, so ist hier der Gegensatz zwischen somatischen und Propagationszellen ein besonders scharfer, aber auch in den von Heymons beobachteten Fällen wird man mit ihm ohne Weiteres annehmen dürfen, dass thatsächlich die Keimzellen in einem ausgesprochenen Gegensatz zu den Körperzellen stehen; weiterhin liegt der Schluss nahe, dass das, was für eine Reihe von Vertretern der Insecten nachgewiesen wurde, nicht unwahrscheinlicher Weise auch für die übrigen gelten möchte.

Mit den Insecten stimmen bezüglich der frühzeitigen Differenzirung der Keimzellen noch andere Arthropoden, z. B. einige **Arachnoiden** überein. So konnte Faussek (1891) bei Phalangium am späteren Hinterende noch vor der Ausbildung des Keimstreifens eine längere Zeit unverändert bleibende Zellengruppe feststellen, welche nach seiner Angabe in die Keimdrüsen übergeht und somit als die erste Andeutung derselben zu betrachten ist. Jedenfalls erklärt auch A. Brauer (1894) diese Auffassung für wahrscheinlich, da er bei Euscorpius ein ganz ähnliches Verhalten auffand. Beim Skorpion treten die Genitalzellen bereits vor der Differenzirung der Keimblätter an einer der hinteren Parthie der Keimscheibe entsprechenden Stelle als eine durch ihre histologische Beschaffenheit von den anderen Elementen unterschiedene Zellengruppe auf, welche später in die Tiefe verlagert wird, und aus der allmälig in Folge reger Theilung der Keimzellen ein zelliger Strang entsteht. Dieser wird von einzelnen Mesodermzellen umwachsen, die schliesslich einen Mantel, die Anlage des Epithels in seiner Umgebung, bilden. Durch Ausbreitung der Cölomsäcke treten diese mit dem Genitalstrang in Berührung, welcher nunmehr zum Theil in die Cölomhöhle zu liegen kommt, soweit dieselbe überhaupt als solche erhalten bleibt. Schliesslich wird also auch hier ein ähnlicher Zustand erreicht, wie er bei den Insecten besteht.

Offenbar ist die frühe Sonderung der Geschlechtszellen eine bei den Arthropoden häufiger vorkommende Erscheinung; so ist sie auch bei verschiedenen **Crustaceen** beobachtet worden. Bei Lernaea branchialis zeichnen sich nach Pedaschenko (1898) bereits gegen das Ende der Furchung einige Zellen am Rand der Mikromerenkappe

durch ihre Lagerung zwischen den Randzellen und dem Dotter, sowie durch ihre besondere Grösse aus. Letztere behalten sie auch in späteren Stadien bei und scheinen immer, auch durch die Structur ihrer Kerne, leicht erkennbar zu sein; jedenfalls konnten sie direct bis in die Naupliuslarve verfolgt werden. Die Zahl dieser primitiven Genitalzellen bleibt zunächst eine geringe; noch beim Metanauplius besteht die Genitalanlage erst aus 2—4 Zellen jederseits; auch in der Cyclopidlarve sind es, wenigstens beim Weibchen, noch nicht viel mehr; beim Männchen sind sie allerdings schon zahlreicher geworden, so dass also in diesem Stadium die beiden Geschlechter bereits unterschieden sind. Auch bei Lernaea treten die Urkeimzellen schliesslich in Beziehung zum Mesoderm, und zwar bildet sich die Wand der Geschlechtsdrüsen auf Kosten zweier Cölomsackpaare (PEDASCHENKO).

Schon vor längeren Jahren hatte GROBBEN (1879) für Moina eine ganz besonders frühzeitige Differenzirung der Geschlechtsanlage beschrieben, indem bereits während der Furchung, gleichzeitig mit der beginnenden Differenzirung der Keimblätter, eine körnchenreiche Zelle sich vor den übrigen Furchungszellen auszeichnet und später die Anlage der Keimdrüsen liefern soll (Spec. Theil I. Aufl. p. 327). Hierzu ist freilich zu bemerken, dass nach den späteren Angaben von SAMASSA (1893) sich dies nicht bestätigen würde; die GROBBEN'sche Zelle sollte danach in Wirklichkeit keine Beziehung zur Anlage der Keimdrüsen besitzen; vielmehr entständen diese nach SAMASSA erst später, aber immer noch in relativ früher Zeit aus vier „Mesodermzellen“ jederseits, welche sich durch besondere Grösse gegenüber den anderen Zellen auszeichnen und in die primäre Leibeshöhle vorspringen. Es wäre dies zu einer Zeit, wenn die Differenzirung der Keimblätter und diejenige einzelner Organe bereits stattgefunden hat. Aehnlich lauten die Angaben von SAMTER (1900) über Leptodora, bei welcher ebenfalls die Genitalzellen recht früh, aber immerhin nach vollzogener Sonderung der hauptsächlichsten Organe sich erkennen lassen; sie sollen hier in directem Zusammenhang mit dem Entoderm entstehen. Uebrigens hält GROBBEN (1893) seine für Moina gegebene Darstellung vollständig aufrecht.

Mit den von GROBBEN gemachten Angaben stehen diejenigen von HÄCKER (1897) über Cyclops in so fern in grösserem Einklang, als bei diesem Copepoden ebenfalls eine ganz besonders frühzeitige Differenzirung der Genitalzellen stattfindet. Nach HÄCKER lässt sich die allmälige Differenzirung der Keimzellen sogar bis in die frühen Furchungsstadien zurückverfolgen. Die Furchungszellen zeigen bei der Theilung ein ungleichartiges Verhalten in so fern, als bei bestimmten Zellen die Theilung verlangsamt erscheint und in diesen Zellen eine eigenartige Körnchenansammlung zunächst an einem Spindelpol und sodann im Cytoplasma auftritt. Diese beiden Erscheinungen sind characteristisch für die Zellen der Keimbahn und lassen sich durch eine Reihe von Zellgenerationen verfolgen. Noch im Blastulastadium zeichnet sich die Körnchenzelle vor den anderen aus; es ist die Urkeimzelle, deren Verlagerung in's Innere und weitere Umbildung von HÄCKER verfolgt wurde; nach ihm stellen also die „Körnchenzellen“ die directen Etappen der Keimbahn dar. Eine weitere Eigenthümlichkeit, welche noch bei den Keimzellen in der Naupliuslarve hervortritt, besteht in der bei ihnen besonders lange erhalten bleibenden Zweitheiligkeit der Kerne (HÄCKER 1895), welche

auf das Getrenntbleiben der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz zurückzuführen ist und später, bei Besprechung der Befruchtungserscheinungen (Cap. VI), noch eingehender zu behandeln sein wird.

Es war schon wiederholt von einer besonderen Beschaffenheit der Kerne in den Keimzellen die Rede; diese, sowie die vielleicht ebenfalls von den Kernen herrührenden Körnchenansammlung im Cytoplasma erweisen sich als characteristisch für die Zellen der Keimbahn bei Cyclops. Obwohl eine Beziehung dieser Erscheinung mit der noch zu erwähnenden, von BOVERI bei Ascaris beobachteten allem Anschein nach nicht vorhanden ist, möchten wir doch schon jetzt auf diese letztere hinweisen (vergl. p. 374), da auch bei ihr eine besondere Kernstructur die Hauptrolle spielt.

Aus dem Verhalten der hier angeführten Thierformen gewinnt man den Eindruck, dass die frühzeitige Sonderung der Keimzellen eine weiter verbreitete Erscheinung ist, als man im Allgemeinen anzunehmen geneigt war. Sie findet sich noch bei einer Reihe ganz verschiedenartiger Typen: so beschreibt FAUSSEK (1896—1900) bei den **Cephalopoden**, speciell bei Loligo in einem recht frühen Stadium des Embryos in dessen ventraler Mittellinie zwischen den bereits angelegten Kiemenhöckern und vom Mesoderm umgeben eine Gruppe umfangreicher, heller, mit grossem Kern versehener Zellen, die er für die Anlage der Keimdrüse hält. Es ist ihm wahrscheinlich, dass sich die Keimzellen schon früh im Blastoderm differenziren und erst später in das Mesoderm einwandern. Erst in noch späteren Stadien tritt der von FAUSSEK für die Genitalanlage gehaltene Zellencomplex in Beziehung zum Pericardium; wenn es sich also thatsächlich um die Anlage der Keimdrüse handelt, so würde deren Entstehung völlig unabhängig vom Cölomepithel und zu recht früher Zeit erfolgen.

Bekanntermaassen tritt auch bei **Sagitta** die Anlage der beiderlei Keimdrüsen ausserordentlich früh auf, und zwar in Form von zwei, später vier Zellen am Grunde des Urdarms, also in höchst eigenthümlicher Lage. Es wird beschrieben, wie aus diesen Zellen die Keimdrüsen (Hoden und Ovarien) hervorgehen (BÜTSCHLI, O. HERTWIG, Spec. Theil I. Aufl. p. 245), so dass also in diesem Fall nicht nur eine sehr frühe Differenzirung der Keimzellen überhaupt, sondern auch eine solche der beiden Geschlechter gegeben wäre.

Erwähnenswerth dürfte in dieser Verbindung auch das Verhalten der in der Entwicklung begriffenen Cercarien der **Distomeen** sein, in welchen ebenfalls eine ausserordentlich frühe Differenzirung der Genitalanlage stattfindet. In den noch recht zellenarmen Keimkugeln oder Keimballen der Sporocyste tritt sehr bald eine Gruppe besonders ausgezeichneter Zellen auf, welche die Genitalzellen darstellen (SCHWARZE 1887). Diese gehören also mit zu den ersten Differenzirungsproducten, welche bei der Furchung der sogen. „Keimzellen" der Sporocyste entstehen. Diese frühe Differenzirung steht jedenfalls im Zusammenhang mit der frühzeitigen Ausbildung der Genitalorgane, welche bereits in der Cercarie in recht weit ausgebildetem Zustande vorhanden sind, wie besonders die eingehenden Untersuchungen von LOOSS (1894) gezeigt haben.

Eine sehr frühe Differenzirung der Geschlechtszellen nimmt auch MAAS (1893) für die **Spongien** an, indem er die Zellen des Parenchyms, aus denen die Eier und Spermatogonien hervorgehen, bis in ein sehr

frühes Larven- bezw. Embryonalstadium zurückverfolgt und ihnen gegenüber den somatischen Zellen bestimmte Structurdifferenzen (besonders der chromatischen Substanz ihrer Kerne) zuschreibt.

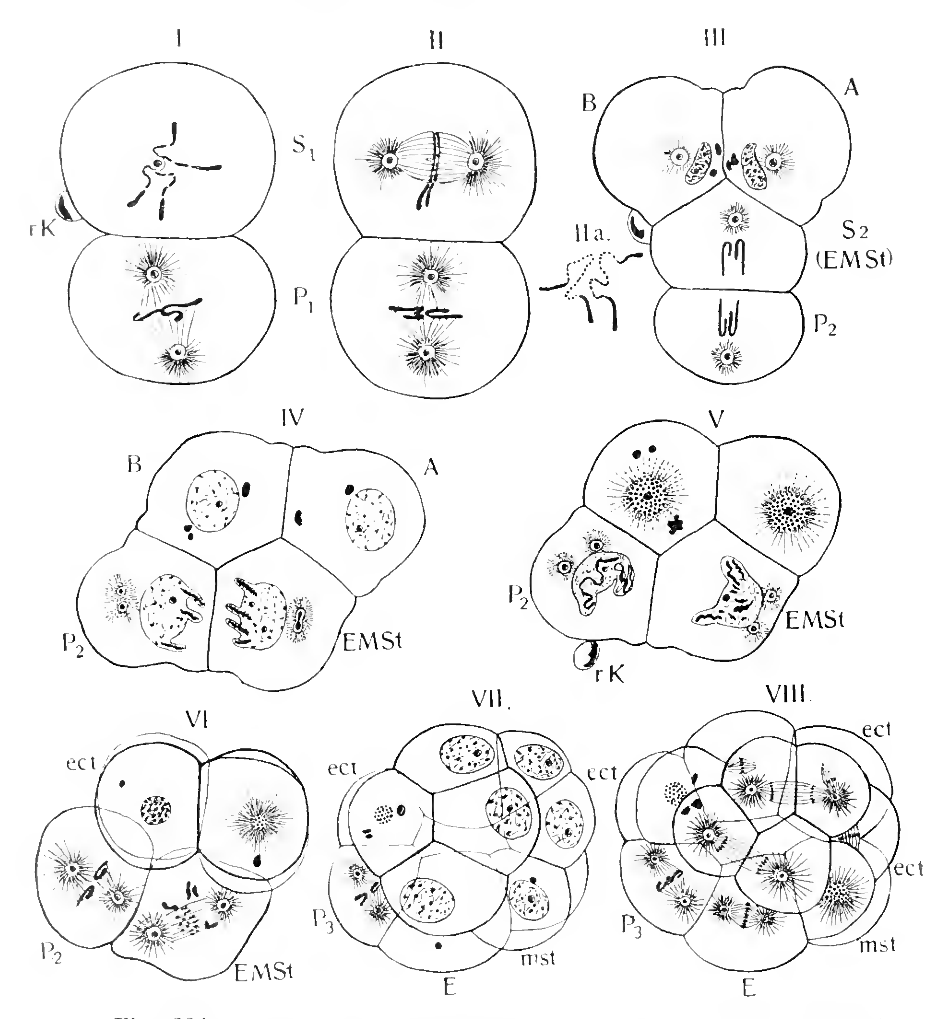


Fig. 224. Die frühen Furchungsstadien von Ascaris megalocephala, welche die Chromatin-Diminution zeigen (nach BOVERI).

I und *II* zweizelliges Stadium, *IIa* die beiden Chromosome der Ursomazelle isolirt, *III—V* vierzelliges Stadium, *VI* sechszelliges, *VII* vierzehnzelliges, *VIII* achtzehnzelliges Stadium, alle drei von rechts gesehen.

A und *B* die Theilproducte der 1. Ursomazelle (S_1), *EMSt* die 2. Ursomazelle (S_2); P_1, P_2, P_3 die Stammzellen der Urgeschlechtszellen, *E* Anlage des Ectoderms, *ect* Ectoderm, *mst* Anlage des Mesoderms und Stomodäums, *rk* Richtungskörper.

Von ganz besonderem Interesse sind die bei den **Nematoden** und speciell bei Ascaris megalocephala obwaltenden Verhältnisse, da hier nach der wichtigen Entdeckung von BOVERI (1887) bereits in den ersten Furchungszellen die Sonderung der Keimzellen von den

Körperzellen durch die eigenartige Ausbildung des Chromatins angedeutet und mit grosser Sicherheit festzustellen ist. Dass bei den Nematoden die Keimzellen verhältnissmässig früh zur Sonderung gelangen, war schon aus den Angaben der früheren Autoren zu entnehmen und wurde auch durch die neueren entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen wieder bestätigt; so konnte SPEMANN (1895) schon in recht frühen Furchungsstadien die Stammzelle der Geschlechtszellen nachweisen und den allmäligen Uebergang in die späteren Entwicklungsstadien feststellen; die ausserordentlich frühzeitige Differenzirung der betreffenden Zellen wurde jedoch erst durch das Studium der feinsten Veränderungen am Chromatin der Zellkerne erkannt (BOVERI 1887—1899).

Die Differenzirung beginnt damit, dass beim Eintreten der beiden ersten Blastomere in die Theilung nur das eine von ihnen die Chromosome in der bei der ersten Furchungsspindel beobachteten Ausbildung zeigt (Fig. 224, I u. II, P_1), während in der anderen an den Kernschleifen die verdickten Enden sich von der in kleine Stäbchen zerfallenden mittleren Parthie absetzen (Fig. 224, I u. II, S_1, II *a*). Im weiteren Verlauf der Theilung zeigt sich, dass nur die mittlere Parthie der Schleifen bei Ausbildung der Spindel verwendet, d. h. in der gewöhnlichen Weise gespalten wird und sich in den Tochterplatten wiederfindet, die verdickten Schleifenenden dagegen zunächst in der Aequatorialebene liegen geblieben sind, um später abgestossen zu werden und als unregelmässig geformte Chromatinbrocken zunächst in den Zellen liegen zu bleiben (Fig. 224, II u. IV). Mit HERLA bezeichnet BOVERI diesen eigenartigen Vorgang als Chromatin-Diminution. Die aus der Theilung der beiden ersten Blastomere hervorgegangenen Zellen lassen den Unterschied in ihrer Entstehung sofort erkennen, indem die einen kleinere, chromatinarme Kerne besitzen, neben denen noch die abgestossenen Reste der Kernschleifen zu sehen sind, während die anderen grössere und chromatinreichere Kerne aufweisen (Fig. 224 IV). Wenn diese letzteren sich zur Theilung vorbereiten, so sieht man in einer derselben (P_2, Fig. 224, V u. VI) wieder die regulären Kernschleifen auftreten, in der anderen (*EMSt*) aber deren Enden abgestossen werden und die mittlere Parthie wieder in kleine Stäbchen zerfallen. Der gleiche Vorgang wiederholt sich dann bei den weiteren Theilungen an den Nachkommen der Zelle P_2 bezw. P_1, indem diese zunächst dem ursprünglichen Theilungsmodus folgen (Fig. 224 VII u. VIII, P_3), ihre nächsten Theilproducte jedoch der Diminution unterworfen sind. Dies lässt sich nach BOVERI's Beobachtung bis zur 7. Generation der Furchungszellen verfolgen, in welcher die Stammzelle mit dem grossen chromatinreichen Kern zur Urgeschlechtszelle wird[1]) und nunmehr mit allen ihren Abkömmlingen den ursprünglichen Theilungsmodus beibehält, bis daraus die endgiltigen Geschlechtszellen hervorgehen. Alle übrigen Zellen werden zu Somazellen.

[1]) Bezüglich der Zeit, in welcher die „Urgeschlechtszellen" zur Sonderung gelangen, besteht zwischen BOVERI auf der einen und ZUR STRASSEN sowie ZOJA auf der anderen Seite eine gewisse Differenz, indem diese beiden Forscher die Differenzirung noch etwas früher erfolgen lassen, d. h. sie bereits in die sechste Generation verlegen. Nach BOVERI könnten in dieser Beziehung übrigens Variationen vorkommen. Für die hier anzustellenden Betrachtungen kommt der geringe Unterschied nicht in Betracht.

Die Beobachtungen BOVERI's über die ausserordentlich frühe Differenzirung der Geschlechts- von den Körperzellen, welche sich im Verhalten des Chromatins ihrer Kerne ausdrückt, wurde von O. MEYER (1895) und CHR. BONNEVIE (1901) für einige andere Nematodenarten bestätigt. BOVERI sieht die Bedeutung der Diminution darin, dass durch sie eben ein Unterschied zwischen den generativen und somatischen Zellen bewirkt wird, indem in den ersteren Theile erhalten bleiben, welche in den letzteren zu Grunde gehen. Vielleicht lässt sich daraus schliessen, dass die somatischen Zellen gewisse Eigenschaften verlieren, welche die Geschlechtszellen dauernd bewahren; jedenfalls sieht man die Chromatinstructur der sich theilenden, befruchteten Eizelle unverändert auf die Keimzellen übergehen.

Nach den bisherigen Untersuchungen über die Nematodenentwicklung darf es als ziemlich sicher angenommen werden, dass aus den von BOVERI u. A. beobachteten und besonders ausgezeichneten Zellen die Geschlechtsanlage hervorgeht. Nicht ohne Interesse wäre die Frage, ob daraus nur die Keimzellen oder auch diejenigen der Wandung der Genitalschläuche enstehen; im letzteren Falle müsste nach BOVERI's Annahme noch eine neue Diminution auftreten und eine Sonderung der wirklichen Keimzellen von jenen anderen Zellen erfolgen.

Da wir verschiedentlich einen Unterschied der propagatorischen von den somatischen Zellen in der Structur ihrer Kerne gegeben sahen, so möchten wir jenes Verhaltens noch Erwähnung thun, welches darin besteht, dass die ersteren beim Eintritt in die Theilung eine geringere Chromosomenzahl als die gewöhnlichen Körperzellen aufweisen. So findet sich nach HÄCKER in der ganzen Keimbahn von *Cyclops* nur die reducirte Zahl 12 gegenüber der Normalzahl von 24, und VOM RATH fand bei *Salamandra* Aehnliches in den Hoden und Ovarien junger Thiere, bei denen eben erst die geschlechtliche Differenzirung eingetreten war. Wenn es sich auch hierbei um eine Scheinreduction, d. h. um das Unterbleiben einer Quertheilung der Chromosome handeln dürfte, so ist dieses Verhalten immerhin erwähnenswerth, da es einen und, wie es scheint, unter Umständen recht früh auftretenden Unterschied der Keimzellen von den somatischen Zellen anzeigt.

Wie schon kurz erwähnt wurde, und wie wir bei Behandlung der Befruchtungserscheinungen (Capitel VI) noch genauer erfahren werden, bleiben bei manchen Formen auch nach vollzogener Befruchtung die vom Ei- und Spermakern herrührenden Chromosome in den Furchungszellen noch getrennt. Man sieht nun (nach HÄCKER gerade bei solchen Formen, welche durch dieses Verhalten ausgezeichnet sind) schon bald eine Reduction der Chromosomenzahl in den Keimzellen eintreten, und wenn die Annahme nicht gekünstelt erschiene, könnte man als wahrscheinlich oder doch möglich annehmen, dass männliche und weibliche Chromosome sich paarweise zusammenlegten und so also schliesslich in den Keimzellen eine Vereinigung der bis dahin getrennten männlichen und weiblichen (chromatischen) Kernsubstanz erzielt würde.

Mit den letzteren Ausführungen nähern wir uns einem Gebiet, auf welchem bisher noch die grösste Unsicherheit herrscht, nämlich der Differenzirung des Geschlechts. Wir hielten uns bei unserer Darstellung der frühzeitigen Sonderung der Keimzellen mit Absicht möglichst an die Thatsachen, ohne den vielfach daran geknüpften

und zumeist recht unsicheren Speculationen weiter zu folgen. Diese spielen naturgemäss eine grosse Rolle bei Behandlung der noch völlig dunklen Frage, welche Factoren für die Bestimmung des Geschlechts eines Thieres in Betracht kommen oder maassgebend sind. Diese Frage eingehend und entsprechend der sehr umfangreichen Litteratur zu behandeln kann nicht unsere Absicht sein; immerhin möchten wir sie, zumal soweit einigermaassen thatsächliches Material vorliegt, nicht völlig umgehen und geben daher im Folgenden eine kurze Darstellung der hauptsächlich in Frage kommenden Punkte.

b. Die Geschlechtsdifferenzirung.

Man hat die Entstehung des Geschlechts auf sehr verschiedene Weise erklärt; so glaubte man aus verschiedenen Gründen schliessen zu dürfen, dass das Geschlecht bereits im Ei bestimmt sei und weder durch die Befruchtung, noch durch andere Einflüsse nachträglich geändert werden könne (Pflüger). Eine Reihe von Forschern vertritt dagegen die Anschauung, dass das Geschlecht durch die Befruchtung bestimmt werde, während andere die äusseren Einflüsse, wie Temperatur und Ernährung, welche auf die Eltern und besonders auf die Mutter einwirken, verantwortlich machen oder sogar die Möglichkeit der Geschlechtsbestimmung durch Einwirkung solcher Einflüsse auf das noch jugendliche Individuum selbst annehmen. Leider verfügen wir nach keiner der genannten Richtungen über wirklich entscheidende Beobachtungen oder Versuche.

Was das Ei anbetrifft und die Möglichkeit, dass in ihm die Entwicklung zu dem einen oder anderen Geschlecht vorbestimmt sei, so fehlen uns die Mittel, die etwaigen Structurverschiedenheiten des Kerns oder Ooplasmas, welche dies bedingen, zu erkennen. In einigen Fällen liegt die Fähigkeit, eines der beiden Geschlechter zu erzeugen, sicher im Ei, nämlich dann, wenn ohne Hinzutreten eines Spermatozoons aus ihm ein Thier von bestimmtem (männlichem oder weiblichem) Geschlecht hervorgeht. Dies geschieht bei einer Anzahl parthenogenetisch sich fortpflanzender Thiere (Rotatorien, Phyllopoden, Insecten), bei denen durch Generationen hindurch aus den unbefruchteten Eiern Weibchen entstehen oder auch unter gewissen, anscheinend durch Temperatur und Ernährungsverhältnisse bestimmten Umständen Männchen gebildet werden. Bei der Biene gehen bekanntlich aus den unbefruchteten Eiern nur Männchen (Drohnen) hervor, während sich aus den befruchteten Eiern die Weibchen (Königinnen und Arbeiterinnen) entwickeln. Im letzteren Falle würde also das Hinzutreten des männlichen Elements das Ausschlaggebende sein und ohne dasselbe die Tendenz zur Ausbildung eines männlichen Thiers im Ei liegen.

Bei den auf parthenogenetischem Wege sich entwickelnden Eiern hat man die Art und Weise der Richtungskörperbildung, d. h. die Zahl, in welcher diese abgeschieden werden, zur Geschlechtsdifferenzirung in Beziehung gebracht, freilich ohne auch hier auf einigermaassen sichere Bahn zu gelangen. Wir werden auf diesen Punkt bei Besprechung der Reifung parthenogenetischer Eier (im Capitel VI) noch kurz zurückzukommen haben.

Bei einigen wenigen Thierformen (Rotatorien, Dinophilus,

Aphiden) zeigen sich die Eier durch ziemlich bedeutende Differenzen in Grösse und Structur vorbestimmt, ob sie sich zu männlichen oder weiblichen Thieren entwickeln (vgl. oben p. 252). Hier liegt die Fähigkeit, sich zu dem einen oder anderen Geschlecht auszubilden, also sicher beim Ei, und das Hinzutreten des Spermatozoons kommt nicht in Betracht. Dies ist um so mehr von Interesse, als einige dieser dimorphen Eier offenbar der Befruchtung bedürfen (Dinophilus), während andere sich parthenogenetisch entwickeln (Rotatorien, Phylloxera). Im letzteren Fall, in welchem parthenogenetische Weibchen weibliche und männliche Eier erzeugen, tritt also die im Ei liegende Bestimmung für das eine oder andere der beiden Geschlechter ganz besonders deutlich zu Tage.

Nimmt man an, dass die Bestimmung des Geschlechts erst durch die Befruchtung erfolgt, wie man es bei der Biene thun muss, und wie es auch sonst vielfach geschieht, so könnte man daran denken, dass die in das Ei eingeführte männliche Substanz, die unter Umständen recht lange selbstständig bleiben kann, wie wir wissen (vergl. p. 376), aus irgend einem uns nicht erkennbaren Grunde überwiegt und dadurch bestimmend auf das Geschlecht des aus dem Ei hervorgehenden Thieres einwirkt. Aus solchen Eiern würden sich also Männchen entwickeln, während aus denjenigen, in welchen die weibliche Substanz überwiegt, Weibchen entstehen würden. Man ist geneigt, die hierfür in Betracht kommenden und wirksamen Substanzen in die Kerne zu verlegen, deren chromatische Bestandtheile, wie erwähnt, längere Zeit ihre Selbstständigkeit bewahren können und dadurch ihre väterliche oder mütterliche Herkunft verrathen (vergl. Cap. VI Befruchtung).

Als wichtig und für die Geschlechtsbestimmung maassgebend hat man die Beschaffenheit der beiderlei Geschlechtsproducte angesehen und geglaubt, durch entsprechende Experimente einiges Licht in diese wichtige Frage bringen zu können. Man hielt es für bedeutungsvoll, ob die Befruchtung an einem vor noch nicht langer Zeit vom Ovarium abgelösten, also noch recht „jungen Ei“ vollzogen würde, oder ob sie erst nach Verlauf einiger Zeit erfolgte. Nach Beobachtungen an Haus-Säugethieren glaubte man bei geeigneter Vornahme der Begattung im ersteren Fall weibliche, im letzteren Fall männliche Thiere erzielen zu können. In ähnlicher Weise nahm man an, dass auch die Beschaffenheit des Spermas von Einfluss auf die Geschlechtsbestimmung sein könne; besonders sollte hier die durch stärkere Inanspruchnahme des männlichen Thiers bedingte erst kurz vor der Ejaculation erfolgte Bildung des Spermas und die damit verbundene starke Verdünnung desselben von Einfluss sein. Da für beide Elternthiere verschiedene dieser Momente in Betracht kommen können, so complicirt sich dadurch die an und für sich schwierige Frage noch ungemein. Derartige Schlüsse hatte man ebenfalls aus Beobachtungen und Versuchen an Haus-Säugethieren, sowie an einer grösseren Zahl statistischer Zusammenstellungen gezogen, welche ausser diesen Thieren auch den Menschen selbst betrafen und sich in den einzelnen Fällen auf ein mehr oder weniger grosses Material bezogen. Versuche, wie sie von Born mit Fröschen angestellt wurden, schienen bestimmte Resultate zu geben und eine Beeinflussung der Geschlechtsdifferenzirung in dem einen oder anderen Sinne als möglich zu erweisen, wurden dann aber von Pflüger ebenso bestimmt als nicht zutreffend in ihren Ergebnissen bezeichnet.

Wenn die Beschaffenheit der Geschlechtsproducte von Bedeutung für das Geschlecht der aus ihnen hervorgehenden Thiere wäre, so würde auch der Zustand eine Rolle spielen, in welchem sich der sie erzeugende väterliche und mütterliche Organismus befindet, denn es ist wohl sicher, dass von dessen Beschaffenheit bis zu einem gewissen Grade auch diejenige der Geschlechtszellen abhängt, die in ihm entstehen und sich in ihm ausbilden. So hat man denn bei der Beurtheilung des Geschlechts der Nachkommen das beiderseitige Alter der Eltern, den Ernährungszustand, sowie die gesunde oder kranke Beschaffenheit derselben in Betracht gezogen. Auch in dieser Beziehung sprach man dann vom Ueberwiegen des einen gegen das andere Geschlecht und der dadurch erzielten Geschlechtsdifferenzirung der Nachkommen; es sollte gewissermaassen bei der Befruchtung ein „Kampf der beiden Geschlechter" stattfinden, in welchem das kräftigere der beiden den Ausschlag gibt und das Geschlecht des aus dem Ei hervorgehenden Individuums bestimmt.

Aus alledem ist ersichtlich, dass die Speculationen auf diesem Gebiet ausserordentlich weit gehende sind, und leider muss man sagen, dass die vielen aufgestellten Hypothesen nur allzu sehr des Bodens der Thatsachen entbehren. Wir sind ihnen deshalb auch nicht im Einzelnen gefolgt, sondern haben uns mit einigen Andeutungen begnügt. Die Litteratur dieses Gebiets ist eine grosse; wir verweisen auf die Untersuchungen und Zusammenstellungen von Nussbaum, Pflüger, Düsing, Geddes u. Thomson, Henneberg, Cohn, sowie auf die übrigen, in dem beigegebenen Litteraturverzeichniss (p. 395) genannten Autoren.

Etwas sichrere Schlüsse scheinen diejenigen Beobachtungen zu gestatten, welche eine Beeinflussung des Geschlechts der Nachkommen von äusseren, auf die Eltern wirkenden Einflüssen herleiten. In Betracht kommen hierbei hauptsächlich Temperatur- und Ernährungsverhältnisse. Besonderes Gewicht hat man auf die Thatsache gelegt, dass bei solchen Formen, bei denen während der wärmeren Jahreszeit eine Reihe parthenogenetischer Generationen auf einander folgt, wie bei den Cladoceren und Aphiden, beim Eintritt niederer Temperatur, also gegen den Winter hin, männliche Thiere auftreten. Es könnten hierbei gewiss auch andere Factoren wirksam sein, aber man hat der Temperatur deshalb diesen Einfluss zugeschrieben, weil es bei fortdauernder Einwirkung höherer Temperatur, wie sie z. B. in Gewächshäusern gegeben ist, gelingen soll, ausschliesslich parthenogenetische Generationen von Daphniden zu ziehen und das Auftreten der Männchen bezw. der rein geschlechtlichen Generationen gegen den Winter hin zu verhindern. Auch das umgekehrte Verhalten scheint vorzukommen, nämlich dass beim beträchtlichen Sinken der Temperatur mitten im Sommer Männchen hervorgebracht werden.

Aehnliche Versuche bezüglich eines maassgebenden Einflusses der Temperatur glaubte man für die Rotatorien annehmen zu dürfen, und hier sind besonders die Versuche von Maupas erwähnenswerth, welcher Weibchen von Hydatina senta bei höherer und niederer Temperatur hielt und im ersteren Fall bei Weitem vorwiegend aus ihren Eiern Männchen hervorgehen sah, während er im letzteren Fall weibliche Thiere erzielte. Hier schien also der Einfluss

der Temperatur auf die Geschlechtsbestimmung direct erwiesen zu sein, jedoch ist zu den Versuchen von MAUPAS zweierlei zu bemerken. Einmal geben die Autoren an, dass die Production der verschiedenen Eiformen und auch der Männchen in der freien Natur nicht von der Temperatur abhänge (ROTHERT, WESENBERG-LUND), indem sich auch bei recht niederer Temperatur, nämlich mitten im Winter, eine Menge Männchen vorfänden, und zweitens unterzog NUSSBAUM die Versuche von MAUPAS an Hydatina senta einer eingehenden Nachprüfung, durch welche er zu dem Ergebniss gelangte, dass nicht die Temperatur, sondern vielmehr die Ernährungsverhältnisse bestimmend auf die Geschlechtsdifferenzirung einwirkten.

Es wurde bereits weiter oben betont, dass ausser der Temperatur bei den auf parthenogenetischem Wege sich vermehrenden Formen auch andere Factoren für das Auftreten der Männchen bezw. der rein geschlechtlichen Generation in Frage kommen möchten. Dies dürfte ebenso für die Rotatorien wie für die anderen gelten, bei denen allen die gesammten äusseren Lebensbedingungen, unter denen sie stehen, gewiss eine wichtige Rolle spielen. So dürfen wir annehmen, dass neben der Temperaturerniedrigung die Verminderung der Nahrung, bei Wasserthieren (Phyllopoden, Rotatorien u. a.) die Abnahme und allmälige Austrocknung der Gewässer von Bedeutung sind und manche andere Momente noch hinzukommen. Ein recht instructives Beispiel dafür bietet Artemia salina, bei welcher nach den Beobachtungen von SCHMANKEWITSCH Veränderungen im Salzgehalt des Wassers und besonders steigende Concentration desselben die Production von männlichen Thieren hervorrufen sollen. Dieselbe Erscheinung beobachtete SCHMANKEWITSCH auch bei den in salzigem Wasser lebenden Daphniden (Daphnia und Moina), deren Eier sich ebenfalls bei stark zunehmender Concentration des Salzwassers zu Männchen entwickeln, auch wenn diese zu einer Zeit eintritt, in welcher sonst die Fortpflanzung auf parthenogenetischem Wege weiter gegangen wäre, also mitten im Sommer. In Folge des Eintretens jenes äusseren Umstandes, welcher die Weiterexistenz der Thiere bedrohte und in Folge dessen sie auch schliesslich zu Grunde gehen (Moina), tritt die rein geschlechtliche Generation, und damit allem Anschein nach verbunden die Production von Dauereiern ein, welche ein Wiederaufleben der Art unter günstigeren Bedingungen verbürgt. Diese Erscheinung lässt sich also mit dem Einfluss ungünstiger (sinkender oder steigender) Temperaturen ohne Weiteres in Parallele setzen, und thatsächlich gibt SCHMANKEWITSCH an, bei den Daphniden durch Abänderungen der Temperatur entsprechende Resultate erzielt zu haben. Es muss allerdings hinzugefügt werden, dass WEISMANN auf Grund seiner eigenen Untersuchungen über die Lebensverhältnisse der Daphnoïden diesen an den oben genannten Phyllopoden gemachten Beobachtungen keine grosse Beweiskraft zuschreibt.

Ueber den Einfluss der Ernährung auf die Geschlechtsdifferenzirung ist im Laufe der Zeit eine ganze Anzahl von Beobachtungen und Versuchen angestellt worden. Man hat hier zu unterscheiden, ob es sich darum handelt, durch geeignete Ernährung der Mutter das Geschlecht der von ihr hervorgebrachten Nachkommen zu beeinflussen, oder aber ob die Einwirkung auf die Bestimmung des Geschlechts direct auf die betreffenden, zumeist erst heranwachsenden Individuen selbst versucht wurde. Als

anscheinend besonders erfolgreich möchten wir die Versuche von NUSSBAUM an Süsswasserpolypen und Räderthieren zunächst hervorheben.

Auf die Experimente an Hydra, bei welchen es sich um Beeinflussung und Aenderungen des Geschlechts an ausgebildeten Thieren handelt, wird noch zurückzukommen sein; für die Rotatorien (Hydatina senta) stellte NUSSBAUM fest, dass die Weibchen, wenn sie von ihrem Ausschlüpfen an sehr gut ernährt werden, ausschliesslich weibliche Eier ablegen; ist dagegen ihre Ernährung nach dem Verlassen des Eis bis zur Geschlechtsreife eine dürftige, so gehen aus ihren Eiern nur Männchen hervor. Hiernach würde also die Art der Ernährung der Mutter von ganz directem Einfluss auf die Geschlechtsdifferenzirung der Nachkommen sein, und die von MAUPAS für dasselbe Thier als maassgebend angegebene Einwirkung der Temperatur würde nach NUSSBAUM für die Bestimmung des Geschlechts nicht in Betracht kommen.

Die gelegentlichen oder absichtlichen Beobachtungen sowie Versuche, welche an höheren Wirbelthieren, besonders an den Haus-Säugethieren, und auch am Menschen über die Beeinflussung des Geschlechts der Nachkommen durch bessere oder schlechtere Ernährung der Mutter angestellt worden sind, erscheinen zu unsicher, als dass wir darauf eingehen möchten; wir verweisen in dieser Hinsicht auf die oben genannten Autoren (p. 379 u. 395).

Um den Einfluss der Ernährung auf die Geschlechtsdifferenzirung der betr. Individuen selbst festzustellen, konnten nur solche Thierformen in Betracht kommen, deren Junge beim Ausschlüpfen aus dem Ei ein bestimmtes Geschlecht nicht erkennen lassen; hier boten sich also Larven mit lang dauernder Entwicklung und der Möglichkeit leichter Ernährung, wie die der Insecten und Amphibien, von selbst dar, und so beziehen sich denn auch die betr. Experimente besonders auf Schmetterlingsraupen und Froschlarven.

Für die Raupen von Vanessa urticae hatte schon LANDOIS angegeben, dass es ihm gelungen sei, aus Tausenden von ganz jungen Räupchen bei reichlicher Fütterung Weibchen, bei schlechter Ernährung Männchen zu ziehen. Entsprechend lauten die Berichte von M. TREAT über die von ihr ebenfalls an Raupen angestellten Versuche.

Man findet auch Angaben, dass Insectenlarven, welche in Folge schlechter Ernährung in der Entwicklung zurückgeblieben sind, sich vorwiegend als männliche Thiere entwickelt zeigten; auch dieses Verhalten hat man so aufgefasst, dass zur Hervorbringung weiblicher Thiere eine bessere Ernährung nöthig sei, obwohl nicht zu verkennen ist, dass hierbei noch andere Momente in Betracht kommen, wie die gerade bei manchen Insecten stark ins Gewicht fallende stärkere Ausbildung der secundären Geschlechtscharactere, sowie des ganzen Körpers beim Männchen und anderes.

Denkbar ist es schon, dass zur Erzeugung der meist voluminöseren weiblichen Keimstöcke, wie sie durch die an und für sich grösseren weiblichen Geschlechtsproducte bedingt sind, sowie zur Hervorbringung dieser letzteren selbst eine reichlichere Ernährung von vornherein erforderlich ist, und dass diese (unter Annahme eines indifferenten Geschlechtszustandes) die Differenzirung nach der weiblichen Richtung begünstigt oder mit sich bringt. Aehnliche Gedanken äussert GEMMILL, indem er die Nichtbeeinflussung der Geschlechtsdifferenzirung durch bessere Ernährung bei Patella darauf zurückführt, dass bei dieser Form die weiblichen Genitalorgane gegenüber den männlichen kaum umfangreicher sind und daher bei ihrer Ausbildung keinen grösseren Aufwand an Material als diese erfordern.

Wie die Versuche mit Insectenlarven führten auch die von BORN und YUNG mit Froschlarven angestellten ausgedehnten Experimente zu dem Ergebniss, dass bei reichlicher Ernährung Weibchen in ganz überwiegender Anzahl (bis zu 95 %) erzielt wurden. Es ist hier freilich sofort hinzuzufügen, dass diese Versuche auf Grund eigener Nachprüfung durch PFLÜGER eine ganz andere Beurtheilung erfuhren. PFLÜGER's ebenfalls sehr ausgedehnte Untersuchungen führten zu dem Resultat, dass die unter verschiedenen Umständen in Aquarien aufgezogenen Larven ungefähr das gleiche Geschlechtsverhältniss ergaben, wie es sich im Freien findet (PFLÜGER, V. GRIESHEIM). PFLÜGER brauchte dabei noch die Vorsicht, Frösche von verschiedenen, weit von einander entfernten Oertlichkeiten zu seinen Versuchen zu benutzen und das Verhältniss der Geschlechter bei den gezüchteten jungen Fröschen mit dem in den betr. Gegenden im Freien beobachteten zu vergleichen. BORN's abweichende Ergebnisse erklärt er sich daraus, dass unter den gezüchteten männlichen Thieren möglicher Weise eine grössere Sterblichkeit herrschte oder die Geschlechtszugehörigkeit der jungen Thiere nicht richtig erkannt wurde, da deren Feststellung recht schwierig ist und leicht zu Irrthümern Anlass gibt. Nach PFLÜGER's sehr entschieden vertretener Auffassung ist das Geschlecht der jungen Frösche schon im Ei bestimmt und eine Beeinflussung desselben bei den Larven somit ausgeschlossen.

Ganz anderer Art sind die von NUSSBAUM am Süsswasserpolypen angestellten Versuche, entsprechend der grossen Verschiedenartigkeit des Objects und auch in so fern, als diese Experimente an erwachsenen Thieren vorgenommen wurden. Hydra ist bekanntlich Hermaphrodit, aber zeitweise treten auch eingeschlechtige Thiere auf. NUSSBAUM fand nun, dass durch äussere Bedingungen aus Zwittern Weibchen und aus diesen wieder männliche Thiere entstehen können. Bei reichlichem Futter traten ganz vorwiegend Weibchen auf, was nach NUSSBAUM mit den im Freien gemachten Beobachtungen übereinstimmen sollte, dass im Herbst, mit der geringer werdenden Nahrung, vorzugsweise Männchen gefunden würden. Hier sollte also die bessere Ernährung von ganz directem Einfluss auf die Geschlechtsdifferenzirung und (bei diesem noch recht nieder organisirten Thier) auch im ausgebildeten Zustand desselben noch wirksam sein.

Dass die bessere oder weniger gute Ernährung, wenn auch nicht auf die geschlechtliche Differenzirung, so doch auf die Geschlechtsfunctionen einen bedeutenden Einfluss ausübt, ergibt sich ganz ohne Zweifel daraus, dass dieselben bei ungenügender Nahrungszufuhr zurückgehen oder auch schliesslich ganz unterbleiben können, während eine reichliche, freilich auch nicht übertriebene Ernährung sie steigert. Werthvolle und deshalb auch an dieser Stelle nicht ganz zu übergehende Beispiele finden wir in der Entwicklung der Insecten; das bekannteste und zugleich wohl lehrreichste ist das der Biene, deren weibliche Eier oder Larven sich bei dürftiger Fütterung zu Arbeiterinnen mit mehr oder weniger rudimentärem Geschlechtsapparat entwickeln, während sie in den Weiselwiegen mit sehr reichlichem Futter versehen zu den weiblichen Geschlechtsthieren (Königinnen) heranwachsen. Auch bei den Termiten hat die Art und Weise der Ernährung nach GRASSI den grössten Einfluss auf die verschiedenartige Ausbildung der Individuen und im engen Zusammenhang damit auf die Entwicklung der Geschlechtsdrüsen. Bei der Ernährung der Termiten scheinen speichelartige und Verdauungssecrete eine wichtige

Rolle zu spielen, und es sei hier nur nebenbei erwähnt, dass man solchen bei der Biene sogar eine Bedeutung für die Geschlechtsbestimmung zugeschrieben hat (DICKEL), ohne dass diese freilich schon an und für sich wenig wahrscheinliche Annahme durch die neueren Untersuchungen eine Bestätigung fand (WEISMANN, PETRUNKEWITSCH).

Die Litteratur zu Anhang II findet sich hinter dem Hauptlitteraturverzeichniss am Ende des Kapitels (p. 393 u. 395).

Litteratur.

Andrews, E. A. *Reproductive Organs of Diopatra. Journ. Morph. Vol. 5, 1891.*

Antipa, Gr. *Die Lucernariden der Bremer Expedition nach Ostspitzbergen etc. Zool. Jahrb. Abth. Systemat. 6. Bd. 1892.*

Appellöf, A. *Studien über Actinienentwicklung. Bergens Museum Aarbog Nr. 1. 1900.*

Babor, J. F. *Ein Beitrag zur Geschlechtsmetamorphose. Verh. K. K. zool.-bot. Ges. Wien. 1898.*

Balbiani, E. G. *Sur la constitution du germe dans l'œuf animal avant la fécondation. C. r. Ac. Sc. t. LVIII. 1864.*

Balbiani, E. G. *Mémoire sur le développement des Aranéïdes. Ann. Sc. nat. 5e sér. t. XVIII. 1873.*

Balbiani, E. G. *Sur l'origine des cellules du follicule et du noyau vitellin de l'œuf chez les Géophiles. Zool. Anz. 6. Bd. 1883.*

Balbiani, E. G. *Centrosome et „Dotterkern". Arch. Anat. Phys. 29e année. 1893.*

Balfour, F. M. *Structure and development of vertebrate ovaries. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 18. 1878.*

Balfour, F. M. *Handbuch der vergl. Embryologie. Jena 1880.*

Balfour, F. M. *A monograph of the development of Elasmobranch fishes. 1878. (Memorial edition Vol. I and IV. 1885.)*

Bambeke, Ch. van. *Rapport médiat de la vésicule germinative avec la périphérie du vitellus. (Contrib. à l'hist. de la const. etc.) Bull. Ac. Roy. Belgique Vol. 52. 1883.*

Bambeke, Ch. van. *Contribution à l'histoire de la constitution de l'œuf. 2. Élimination des eléments nucléaires dans l'œuf ovarien de Scorpaena scrofa. Arch. Biol. T. 13. 1893—94.*

Bambeke, Ch. van. *Recherches sur l'oocyte de Pholcus phalangioides. Arch. de Biol. t. XV. 1897.*

Bambeke, Ch. van. *Cristalloïdes dans l'oocyte de Pholcus phalangioides. Arch. d'Anatom. Micr. t. II. 1898.*

Bancroft, F. W. *Oogenesis in Distaplia occidentalis with remarks on other species. Bull. Mus. Comp. Zool. at Harvard Coll. Vol. 35. 1899.*

Barrois, Th. *Note sur l'embryogénie de la moule commune. Bull. Sc. Dép. du Nord. 2e sér. II. Ann. 1879.*

Beard, J. *The morphological continuity the of germ-cells in Raja batis. Anatom. Anz. 18 Bd. 1900.*

Bemmelen, J. F. van. *Untersuchungen über den anatomischen und histologischen Bau der Brachiopoda Testicardinia. Jen. Zeitschr. f. Nat. 16. Bd. 1883.*

Beneden, E. van. *Recherches sur la composition et la signification de l'œuf etc. Mém. couronnés Acad. Roy. de Belgique. T. XXXIV. 1870.*

Beneden, E. van. *Recherches sur le développement des Crustacés (Sacculina). Bull. Acad. Roy. Sc. Belg. 2e sér. T. 29. 1870.*

Bergh, R. S. *Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Geschlechtsorgane der Regenwürmer. Zeitschr. f. wiss. Zool. 44. Bd. 1886.*

Blanc, L. *Anatomie et physiologie de l'appareil sexuel mâle des Phalangides. Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat. (2). Vol. 17. 1880.*

Blochmann, F. *Ueber eine Metamorphose der Kerne in den Ovarialeiern und über den Beginn der Blastodermbildung bei den Ameisen. Verh. Nat. Med. Ver. Heidelberg. 3. Bd. 1884.*

Blochmann, F. *Ueber die Reifung der Eier bei Ameisen und Wespen. Heidelberg (Festschrift des Naturw.-Med. Vereins) 1886.*

Böhmig, L. *Untersuchungen über rhabdocöle Turbellarien. Zeitschr. f. wiss. Zool. 51. Band. 1890.*

Böhmig, L. *Die Turbellaria acöla der Plankton. Expedition. Ergebn. Plankt. Exp. 2. Bd. 1895.*

Böhmig, L. *Beiträge zur Anatomie und Histologie der Nemertinen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 64. Bd. 1898.*

Born, G. *Ueber die Entwicklung der Geschlechtsdrüsen. Bericht in: Merkel-Bonnet's Ergebnisse der Anat. u. Entw.-Gesch. 4. Bd. 1894.*

Bouin, M. *Sur la présence de formations ergoplasmiques dans l'oocyte d'Asterina. Bibl. Anatom. T. VI. 1898.*

Bouin, M. *Histogenèse de la glande génitale femelle chez Rana temporaria. Arch. Biol. T. 17. 1900.*

Boveri, Th. *Ueber die Bildungsstätte der Geschlechtsdrüsen und die Entstehung der Genitalkammern bei Amphioxus. Anatom. Anz. 7. Band. 1892.*

Boveri, Th. *Zellenstudien. I—III. Jena 1887—90.*

Boveri, Th. *Ueber die Polarität des Seeigeleis. Verh. Phys. Med. Ges. Würzburg. 34. Bd. 1901.*

Braem, F. *Zur Entwicklungsgeschichte von Ophryotrocha puerilis. Zeitschr. f. wiss. Zool. 57. Bd. 1893.*

Braem, F. *Die geschlechtliche Entwicklung von Plumatella fungosa. Bibl. Zoologica. Stuttgart 1897.*

Brandes, G. *Die Brutpflege der Fische. Zeitschr. f. Naturw. Halle. 66. Bd.*

Brandes, G. *Die Brutpflege der Batrachier. Abh. Nat. Ges. Halle. 22. Bd. 1901.*

Brandt, Alex. *Das Ei und seine Bildungsstätte. Leipzig 1878.*

Brauer, A. *Ueber die Entwicklung von Hydra. Zeitschr. f. wiss. Zool. 52. Bd. 1891.*

Brauer, A. *Ueber die Entstehung der Geschlechtsproducte und die Entwicklung von Tubularia etc. Zeitschr. f. wiss. Zool. 52. Bd. 1891.*

Brauer, A. *Ueber das Ei von Branchipus Grubii von der Bildung bis zur Ablage. Abhandl. Berl. Akad. 1892.*

Brauer, A. *Zur Kenntniss der Reifung des parthenogenetisch sich entwickelnden Eis von Artemia salina. Arch. f. mikr. Anat. 43. Bd. 1894.*

Brauer, A. *Beiträge zur Kenntniss der Entwicklungsgeschichte des Skorpions. Zeitschr. f. wiss. Zool. 57. Bd. 1894.*

Brauer, A. *Ein neuer Fall von Brutpflege bei Fröschen. Zool. Jahrb. Abth. Systemat. 12. Bd. 1898.*

Braun, M. *Das Urogenitalsystem der einheimischen Reptilien. Arb. Zool. Inst. Würzburg. 4. Bd. 1877—78.*

Brock, J. *Beiträge zur Anatomie und Histologie der Geschlechtsorgane der Knochenfische. Morph. Jahrb. 4. Bd. 1878.*

Brock, J. *Untersuchungen über die Geschlechtsorgane einiger Muraenoiden. Mitth. Zool. Stat. Neapel. 2. Bd. 1881.*

Brooks, W. K., und Conklin, E. G. *On the Structure and development of the Gonophores of a certain Siphonophore etc. Johns Hopkins Univ. Circ. Vol. 10. 1891.*

Bruyne, C. de. *Recherches au sujet de l'intervention de la Phagocytose etc. Arch. Biol. T. XV. 1898.*

Bruyne, C. de. *Contribution à l'étude physiologique de l'Amitose. Livre jubilaire pour Ch. van Bambeke. Bruxelles 1899.*

Bühler, A. *Beiträge zur Kenntniss der Eibildung beim Kaninchen und der Markstränge des Eierstocks beim Fuchs und beim Menschen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 58. Bd. 1894.*

Bürger, O. *Die Nemertinen des Golfs von Neapel. Fauna u. Flora. 22. Mon. 1895.*

Bürger, O. *Die Verwandtschaftsbeziehungen der Nemertinen. Verhandl. Deutsch. Zool. Ges. 1895.*

Bütschli, O. *Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle etc. Abh. Senkenberg. Nat. Ges. Frankfurt a. M. 10. Bd. 1876.*

Bütschli, O. *Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig 1892.*

Bunting, Martha. *The origin of the sex cells in Hydractinia and Podocoryne. Journ. Morph. Boston. Vol. 9. 1894.*

Calderwood, W. L. *A contribution to our knowledge of the ovary and intra-ovarian egg in Teleosteans. Journ. Marin. Biol. Assoc. London (2). Vol. 2. 1892.*

Calkins, G. N. *Observations on the yolk nucleus in the egg of Lumbricus. Transact. New York Acad. Sc. 1895.*

Carnoy, J. B., et Lebrun, H. *La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens. La Cellule. T. 14. 1898.*

Carus, J. V. *Ueber die Entwicklung des Spinneneis. Zeitschr. f. wiss. Zool. 2. Bd. 1850.*

Chun, C. *Die pelagische Thierwelt in grösseren Meerestiefen. Bibl. zool. 1. Heft. 1888.*

Chun, C. *Die canarischen Siphonophoren in monographischen Darstellungen. Abh. Senkenberg. Nat. Ges. Frankfurt a. M. 16. Bd. 1891, u. 18. Bd. 1892.*

Chun, C. *Die Dissogonie, eine neue Form der geschlechtlichen Zeugung. Festschr. f. Leuckart. Leipzig 1892.*

Chun, C. *Die Siphonophoren der Plankton-Expedition. Ergebn. Plankton-Exp. 2. Bd. 1897.*

Claparède, E. *Les annélides chétopodes du Golfe de Naples. Mém. Soc. Phys.-Hist. Nat. Genève. T. 19. 1869.*

Claus, C. *Beobachtungen über die Bildung des Insecteneis. Zeitschr. f. wiss. Zool. 14. Bd. 1864.*

Claus, C. *Zur Kenntniss der Organisation und des feineren Baus der Daphniden und verwandter Cladoceren. Zeitschr. f. wiss. Zool. 27. Bd. 1876.*

Claus, C. *Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung der Medusen. Prag u. Leipzig 1883.*

Claypole, A. M. *The oogenesis and embryology of Anurida maritima. Journ. Morph. Vol. 14. 1898.*

Coert, H. J. *Over de ontwikkeling en den bouw van de geslachtsklier bij de zoogdieren meer in het bijzonder van den eierstock. Proefschrift Leiden 1898.*

Crampton, H. E. *Studies upon the early history of the Ascidian egg. Journ. Morph. Vol. XV. Suppl. 1899.*

Crety, C. *Contribuzione alla conoscenza dell' ovo ovarico. Ricerche Lab. Anat. Roma. Vol. 4. 1895.*

Cunningham, E. T. *On the structure and development of the reproductive elements in Myxine. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XXVII. 1887.*

Cunningham, E. T. *On the histology of the ovary and of the ovarian ova in certain marin fishes. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 40. 1898.*

Davidoff, M. v. *Die Entwicklung des Eis von Distaplia magnilarva. Mittheil. Zool. Stat. Neapel. 9. Bd. 1889—91.*

Delage, Yves. *Évolution de la Sacculine. Arch. Zool. Exp. Gén. (2). T. 2. 1884.*

Dendy, A. *Studies on the Comparative Anatomy of Sponges. Quart. Journ. Micr. Sc. (2). Vol. 35. 1893.*

Doflein, F. *Die Eibildung bei Tubularia. Zeitschr. f. wiss. Zool. 62. Bd. 1896.*

Doflein, F. *Ueber die Eibildung und Eiablage von Bdellostoma stouti. Festschr. f. C. v. Kupffer. Jena 1899.*

Driesch, H. *Betrachtungen über die Organisation des Eis und ihre Genese. Arch. f. Entw.-Mech. 4. Bd. 1896.*

Ebner, V. v. *Ueber das Verhalten der Zona pellucida zum Ei. Anatom. Anz. 18. Bd. 1900.*

Eckstein, K. *Die Rotatorien der Umgegend von Giessen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 39. Bd. 1884.*

Ehlers, E. *Die Borstenwürmer. Leipzig 1864.*

Eigenmann, C. H. *On the egg membranes and micropyle of some osseous fishes. Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll. Vol. 19. 1890.*

Eigenmann, C. H. *On the precocious segregation of the sex cells in Micrometrus aggregatus. Journ. Morph. Vol. V. 1892.*

Eigenmann, C. H. *Sex differentiation in the viviparous Teleost Cymatogaster. Arch. f. Entw.-Mech. 4. Bd. 1897.*

Eimer, Th. *Untersuchungen über die Eier der Reptilien. Arch. f. mikr. Anat. 8. Bd. 1872.*

Falcone, C. *Sui fenomeni di neoformazione ovarica e follicolare nell' ovaia adulta. Mon. Zool. It. X. Suppl. 1899.*

Fiedler, K. A. *Ueber Ei- und Spermabildung bei Spongilla fluviatilis. Zeitschr. f. wiss. Zool. 47. Bd. 1888.*

Flemming, W. *Studien in der Entwicklungsgeschichte der Najaden. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien. 71. Bd. 1875.*

Flemming, W. *Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung. Leipzig 1882.*

Flemming, W. *Zur Kenntniss des Ovarialeis. Festschr. f. Kupffer. Jena 1899.*

Floderus, M. *Ueber die Bildung der Follikeleihüllen bei den Ascidien. Zeitschr. f. wiss. Zool. 61. Bd. 1896.*

Foot, K. *Yolk nucleus and polar rings. Journal Morph. Vol. XII. 1896.*

Foot, K. *The cocoons and eggs of Allolobophora foetida. Journ. Morph. Vol. XIV. 1898.*

Franqué, O. v. *Beschreibung einiger seltener Eierstockspräparate. Zeitschr. f. Geburtsh. u. Gynäc. 39. Bd. 1898.*

Friedmann, F. *Rudimentäre Eier im Hoden von Rana viridis. Arch. f. mikr. Anat. 52. Bd. 1898.*

Frommann, C. *Artikel „Ei": in Real. Encyklopädie für die gesammte Heilkunde. 2. Aufl. 1886.*

Fullarton, J. H. *On the generative Organs and products of Tomopteris onisciformis. Zool. Jahrb. Morph. Abth. 8. Bd. 1895.*

Fulton, F. W. *The growth and maturation of the ovarian eggs of Teleostian fishes. The ovaries and ovarian eggs of the Angler etc. 16. Annual Report of the Fishery Board for Scotland 1899.*

Garnault, P. *Recherches sur la structure et le développement de l'œuf et de son follicule chez les Chitonides. Arch. Zool. Exp. Gén. 2e sér. T. VI. 1888.*

Gemmill, J. F. *Zur Eibildung bei den anuren Amphibien. Arch. f. Anat. u. Phys. Anatom. Abth. 1896.*

Gerould, J. H. *The Anatomy and Histology of Caudina arenata. Bull. Mus. Harv. Coll. Vol. 29. 1896.*

Giacomini, E. *Contributo all' istologia dell' ovario dei Selaci etc. Ricerche Lab. Anat. Roma. Vol. 5. 1896.*

Giard, M. A. *Sur l'embryogénie du Lamellaria perspicua. Compt. rend. Ac. Paris. 1875.*

Giesbrecht, W. *Beiträge zur Kenntniss einiger Notodelphyiden. Mitth. Zool. Stat. Neapel. 3. Bd. 1882.*

Götte, Alex. *Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte von Spongilla fluviatilis. Hamburg und Leipzig 1886.*

Götte, A. *Die Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig. 1875.*

Goodrich, E. S. *On the Cœlom, Genital Ducts and Nephridia. Quart. Journ. Micr. Sc. (2). Vol. 37. 1895.*

Graff, L. v. *Monographie der rhabdocölen Turbellarien. Leipzig 1882.*

Graff, L. v. *Die Organisation der Turbellaria acoela. Leipzig 1891.*

Grassi, B. *I progenitori dei Miriapodi e degli Insetti. Mem. VII. R. Ac. dei Lincei (1887). 1888.*

Greeff, R. *Bau und Naturgeschichte der Bärthierchen. Arch. f. mikr. Anat. 2. Bd. 1866.*

Grimm, O. *Beiträge zur Lehre der Fortpflanzung etc. der Arthropoden. Mém. Acad. Imp. Sc. St. Pétersbourg. T. XVII. 1872.*

Grönberg, G. *Beiträge zur Kenntniss der Gattung Tubularia.* Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. 11. Bd. 1897.

Gross, J. *Untersuchungen über das Ovarium der Hemipteren etc.* Zeitschr. f. wiss. Zool. 69. Bd. 1901.

Gurwitsch, A. *Idiozom und Centralkörper im Ovarialei der Säugethiere.* Arch. f. mikr. Anat. 56. Bd. 1900.

Häckel, E. *Ueber die Eier der Scomberesoces.* Müller's Archiv f. Anat. u. Phys. 1855.

Häckel, E. *Das System der Medusen.* Denkschr. Med.-Naturw. Ges. Jena. 1. Bd. 1880.

Häcker, V. *Die Furchung des Eis von Aequorea etc.* Arch. f. mikr. Anat. 40. Bd. 1892.

Häcker, V. *Die Eibildung bei Cyclops und Canthocamptus.* Zool. Jahrb. Abth. Anat. Ont. 5. Bd. 1892.

Häcker, V. *Das Keimbläschen, seine Elemente und Lagerveränderungen.* Arch. f. mikr. Anat. 41. Bd. 1893.

Häcker, V. *Die Vorstadien der Eireifung.* Arch. f. mikr. Anat. 45. Bd. 1895.

Häcker, V. *Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre.* Jena 1899.

Haller, Béla. *Die Chitonen der Adria.* Arb. Zool. Inst. Wien. 4. u. 5. Bd. 1882 u. 1884.

Hallez, P. *Contributions à l'histoire naturelle des Turbellariés.* Trav. Inst. zool. Lille II. 1879.

Hamann, O. *Beiträge zur Histologie der Echinodermen.* Holothurien 1884. Asteriden 1885. Echiniden und Spatangiden 1887. Ophiuren und Crinoiden 1889.

Hartlaub, C. *Ueber die Entstehung der Sexualzellen bei Obelia.* Zeitschr. f. wiss. Zool. 41. Bd. 1884.

Harz, N. *Beiträge zur Histologie des Ovariums der Säugethiere.* Arch. f. mikr. Anat. 22. Bd. 1883.

Henneguy, F. *Le corps vitellin de Balbiani dans l'œuf des vertébrés.* Arch. Anat. Phys. 29e année. 1893.

Henneguy, F. *Leçons sur la cellule.* Paris 1896.

Hering, E. *Zur Anatomie und Physiologie der Generationsorgane des Regenwurms.* Zeitschr. f. wiss. Zool. 8. Bd. 1857.

Hertwig, O. *Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eis.* Morph. Jahrb. 3. Bd. 1877.

Hertwig, O. u. R. *Die Actinien.* Jen. Zeitschr. f. Naturw. 13. Bd. 1879.

Hertwig, O. u. R. *Der Organismus der Medusen und seine Stellung zur Keimblättertheorie.* Denkschr. Med.-Naturw. Ges. Jena. 2. Bd. 1880.

Hertwig, R. *Ueber den Bau der Ctenophoren.* Jen. Zeitschr. f. Naturw. 14. Bd. 1880.

Heymons, R. *Die Entstehung der Geschlechtsdrüsen von Phyllodromia.* Zeitschr. f. wiss. Zool. 53. Bd. 1892.

Hickson, S. J. *Note on the female gonophores of Errina labiata.* Zool. Anz. 15. Jahrg. 1892.

Hickson, S. J. *The anatomy of Alcyonium digitatum.* Quart. Journ. Micr. Sc. (2). Vol. 37. 1895.

His, W. *Lecithoblast und Angioblast der Wirbelthiere.* Abh. Math.-Phys. Cl. Akad. Wiss. Leipzig. 26. Bd. 1900.

Hoffmann, C. K. *Zur Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Anamnia.* Zeitschr. f. wiss. Zool. 44. Bd. 1886.

Hoffmann, C. K. *Zur Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Reptilien.* Zeitschr. f. wiss. Zool. 48. Bd. 1889.

Hoffmann, C. K. *Étude sur le développement de l'appareil urogénitale des oiseaux.* Verhandl. Akad. Wiss. Amsterdam (2). 1. Theil. 1892.

Holmgren, E. *Von den Ovocyten der Katze.* Anatom. Anz. 18. Bd. 1900.

Honoré, Ch. *Note sur les follicules de Graaf à plusieurs ovules.* Arch. Biol. T. 17. 1900.

Hubbard J. W. *The yolk nucleus in Cymatogaster aggregatus.* Proc. Americ. Phil. Soc. Vol. 33. 1894.

Janosik, J. *Histologisch-embryologische Untersuchungen über das Urogenitalsystem.* Sitz.-Ber. Math. Naturw. Cl. Akad. Wien. 91. u. 99. Bd. 1885 u. 1891.

Jhering, H. v. *Zur Kenntniss der Eibildung bei den Muscheln.* Zeitschr. f. wiss. Zool. 29. Bd. 1877.

Jhering, H. v. *Beiträge zur Kenntniss der Anatomie von Chiton.* Morph. Jahrb. 4. Bd. 1878.

Jijima, J. *On the origin and growth of the eggs and egg-strings in Nephelis etc.* Quart. Journ. Vol. 22. 1882.

Jordan, E. O. *The habits and development of the newt (Diemyctilus viridescens).* Journ. Morph. Vol. VIII. 1893.

Ishikawa, C. *Ueber die Herkunft der weiblichen Geschlechtszellen bei Podocoryne.* Zeitschr. f. wiss. Zool. 47. Bd. 1888.

Julin, Ch. *Le corps vitellin de Balbiani etc.* Bull. Sc. France et Belg. T. 25. 1893.

Julin, Ch. *Structure et développement des glandes sexuelles etc. chez Styelopsis etc.* Bull. Sc. France Belg. T. 25. 1893.

Jungersen, H. *Entwicklung der Geschlechtsorgane bei den Knochenfischen.* Arb. Würzburger Zool. Inst. IX. Bd. 1889.

Kaiser, E. *Die Acanthocephalen und ihre Entwicklung.* Bibl. Zool. VII. 1893.

Kerschner, L. *Ueber zwei neue Notodelphyiden etc.* Denkschr. Akad. Wiss. Wien. 41. Bd. Math.-Nat. Cl. 1879.

Kleinenberg, N. *Hydra.* Leipzig 1872.

Knappe, E. *Das Bidder'sche Organ. Ein Beitrag zur Kenntniss der Anat., Hist. u. Entw. der Geschlechtswerkzeuge einiger Amphibien etc.* Morph. Jahrb. 11. Bd. 1886.

Kölliker, A. v. *Ueber die Entwicklung der Graaf'schen Follikel.* Sitz.-Ber. Phys.-Med. Ges. Würzburg. 1898.

Kolessnikow, N. *Ueber die Entwicklung bei Batrachiern und Knochenfischen.* Arch. f. mikr. Anat. 15. Bd. 1878.

Korschelt, E. *Ueber Bau und Entwicklung von Dinophilus apatris.* Zeitschr. f. wiss. Zool. 37. Bd. 1882.

Korschelt, E. *Ueber die Entstehung und Bedeutung der verschiedenen Elemente des Insectenovariums.* Zeitschr. f. wiss. Zool. 43. Bd. 1886.

Korschelt, E. *Ueber einige interessante Vorgänge bei der Bildung der Insecteneier.* Zeitschr. f. wiss. Zool. 45. Bd. 1887.

Korschelt, E. *Ueber die Bildung der Eihüllen, Mikropylen etc. bei den Insecten.* Nova Acta Leop.-Carol. 51. Bd. 1887.

Korschelt, E. *Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Zellkerns.* Zool. Jahrb. Abth. Anat. 3. Bd. 1889.

Korschelt, E. *Ueber Ophryotrocha puerilis etc.* Zeitschr. f. wiss. Zool. 57. Bd. 1893.

Kossel, A. *Das Nucleïn im Dotter des Hühnereis.* Zeitschr. f. physiol. Chemie. 10. Bd. 1886.

Kossel, A. *Nucleïnstoffe.* Liebreich's Encyklopädie. 3. Bd. 1898.

Kostanecki, K. *Die Befruchtung des Eis von Myzostoma glabrum.* Arch. f. mikr. Anat. 51. Bd. 1898.

Kowalevsky, A. *Embryogenie du chiton Polii etc.* Ann. Mus. Hist. Nat. Marseille. T. I. 1883.

Kulagin, N. *Der Bau der weiblichen Geschlechtsorgane bei Culex und Anopheles.* Zeitschr. f. wiss. Zool. 69. Bd. 1901.

Labbé, A. *La formation de l'œuf dans les genres Myriothela et Tubularia.* Arch. de Zool. Exp. et Gén. 3e sér. T. VII. 1899.

Landois, L. *Die Anatomie des Hundeflohs.* Nova Acta Leop.-Carol. 33. Bd. 1867.

Lang, A. *Die Polycladen des Golfs von Neapel.* Fauna u. Flora. XI. 1884.

Lange, J. *Die Bildung der Eier und Graaf'schen Follikel bei der Maus.* Verhandl. Phys.-Med. Ges. Würzburg (2). 30. Bd. 1896.

Lankester, E. Ray. *Contributions to the development of the Mollusca. Philos. Transactions Roy. Soc. 1875.*

Legros, R. *Sur la morphologie des glandes sexuelles de l'Amphioxus lanceolatus. Compt. rend. IIIe Congrès Internat. Zool. Leyde 1896.*

Lenssen. *Contribution à l'etude du développement etc. de l'œuf de l'Hydatina senta. La Cellule t. 14 (Zool. Anz. 21. Bd.). 1898.*

Lepechkine, W. *Bemerkungen über die Richtungskörper und den Dotterkern in dem in der Entwicklung begriffenen Ei von Moina rectirostris. Nachr. K. Ges. Naturw. etc. T. 98. 1900 (Russisch. Ref. v. Adelung im Zool. Centr.-Bl. VII p. 934).*

Leuckart, R. *„Zeugung", in Wagners Handwörterbuch der Physiologie. 4. Bd. 1853.*

Leuckart, R. *Ueber die Mikropyle und den feineren Bau der Schalenhaut bei den Insecten. Arch. f. Anat. u. Phys. 1855.*

Leuckart, R. *Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Cecidomyenlarven. Archiv f. Naturgesch. 31. Jahrg. 1865.*

Leuckart, R. *Die Parasiten des Menschen. I. Aufl. 2. Bd. 1876, u. II. Aufl. 1879—91.*

Leydig, F. *Beiträge zur mikroskopischen Anatomie der Rochen und Haie. Leipzig 1852.*

Leydig, F. *Der Eierstock und die Samentasche bei den Insecten. Nova Acta Leop.-Carol. 33. Bd. 1867.*

Leydig, F. *Beiträge zur Kenntniss des thierischen Eis im unbefruchteten Zustande. Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. etc. 3. Bd. 1888.*

Loisel, G. *La défense de l'œuf. Journ. Anat. Phys. Vol. 36. 1900.*

Lubbock, J. *An account on the two methods of reproduction in Daphnia and of the structure of the Ephippium. Philos. Transact. London. Vol. 147. 1857.*

Lubbock, J. *On the ova and pseudova of Insects. Phil. Transactions Roy. Soc. Vol. 149. 1859.*

Ludwig, H. *Morphologische Studien an Echinodermen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 28. u. 30. Bd. 1877 u. 1878.*

Ludwig, H. *Die Eibildung im Thierreiche. Arb. aus dem Zool. Inst. Würzburg. 1. Bd. 1874.*

Ludwig, H. *1) Ein neuer Fall von Brutpflege bei den Echinodermen. 2) Brutpflege bei Psolus antarcticus. Zool. Anz. 20. Bd. 1897.*

Maas, O. *Die Medusen. Reports on an exploration of the West coasts etc. Memoirs of the Mus. of Comp. Zool. Harvard Coll. Vol. XXIII. 1897.*

Mac Bride, E. W. *The organogeny of Asterina gibbosa. Proc. R. Soc. London. Vol. 54. 1894 (Entstehung der Geschlechtszellen aus dem Cölomepithel).*

Mac Leod. *Recherches sur le développement de l'appareil reproduct. fem. des Téléostiens. Arch. Biol. Vol. II. 1881.*

Meisenheimer, J. *Entwicklungsgeschichte von Dreissensia polymorpha. Zeitschr. f. wiss. Zool. 69. Bd. 1900.*

Meissner, G. *Eindringen der Samenelemente in den Dotter. Zeitschr. f. wiss. Zool. 6. Bd. 1856.*

Mertens, H. *Recherches sur la signifaction du corps vitellin de Balbiani dans l'ovule des mammifères et des oiseaux. Arch. de Biol. T. XIII. 1894.*

Metschnikoff, E. *Embryologie des Scorpions. Zeitschr. f. wiss. Zool. 21. Bd. 1871.*

Meyer, E. *Studien über den Körperbau der Anneliden. Mitth. Zool. Stat. Neapel. 7. Bd. 1886—87.*

Mihalkovics, G. v. *Untersuchungen über die Entwicklung des Harn- und Geschlechtsapparates der Amnioten. Internat. Monatsschrift für Anat. u. Hist. 2. Bd. 1885.*

Mitrophanow, P. *Note sur la structure et la formation de l'enveloppe du jaune d'œuf de la Poule. Bibliogr. Anatom. Paris. T. VI. 1898.*

Montgomery, Th. *Stichostemma Eilhardi etc. Zeitschr. f. wiss. Zool. 59. Bd. 1895.*

Montgomery, Th. *Comparative cytological studies with especial regard to the morphology of the nucleolus. Journ. Morph. Vol. XV. 1899.*

Morgan, T. H. *The origin of the test-cells in Ascidians. Journ. Morph. Vol. IV. 1891.*

Mortensen, Th. *Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Cucumaria glacialis. Zeitschr. f. wiss. Zool. 57. Bd. 1894.*

Munson, J. P. *The ovarian egg of Limulus (Centrosome and yolk nucleus). Journ. Morph. Vol. XV. 1898.*

Nagel, W. *Das menschliche Ei. Arch. f. mikr. Anat. 31. Bd. 1888.*

Nagel, W. *Ueber die Entwicklung des Urogenitalsystems beim Menschen. Arch. f. mikr. Anat. 34. Bd. 1889.*

Nagel, W. *Die weiblichen Geschlechtsorgane. Handbuch der Anatomie des Menschen. Jena 1896.*

Nebeski, O. *Beiträge zur Kenntniss der Amphipoden der Adria. Arb. Zool. Inst. Wien. 3. Bd. 1880.*

Nemec, B. *Ueber die Structur der Diplopodeneier. Anat. Anz. 13. Bd. 1897.*

Nitsche, H. *Ueber die Geschlechtsorgane von Branchipus Grubii. Zeitschr. f. wiss. Zool. 25. Bd. Suppl. 1875.*

Nussbaum, M. *Zur Differenzirung des Geschlechts im Thierreich. Arch. f. mikr. Anat. 18. Bd. 1880.*

Obst, P. *Untersuchungen über das Verhalten der Nucleolen bei der Eibildung einiger Mollusken und Arachnoiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 66. Bd. 1899.*

Owsiannikow, Th. *Studien über das Ei, hauptsächlich bei Knochenfischen. Mém. Acad. Sc. St. Pétersbourg. 7e sér. T. 33. 1886.*

Paladino, G. *Ulteriori ricerche sulla distruzione e rinnovamento continuo del parenchima ovarico nei mammiferi. Napoli 1887.*

Paladino, G. *I ponti intercellulari tra l' uovo ovarico e le cellule follieulari e la formazione della zona pellucida. Anat. Anz. 5. Bd. 1890.*

Paladino, G. *Considerazioni per la dibattuta questione sulla essenza del corpo luteo. Anatom. Anz. 17. Bd. 1900.*

Paulcke, W. *Ueber die Differenzirung der Zellelemente im Ovarium der Bienenkönigin (Apis mellifica). Zool. Jahrb. Anat. Abth. 14. Bd. 1900.*

Pereyaslawzewa, S. *Mémoire sur l'organisation de la Nerilla antennata. Ann. Sc. Nat. (8). T. 1. 1896.*

Plate, L. *Beiträge zur Naturgeschichte der Rotatorien. Jen. Zeitschr. f. Nat. 19. Bd. 1885.*

Plate, L. *Die Anatomie und Phylogenie der Chitonen. Zool. Jahrb. Suppl. 1897.*

Platner, G. *Zur Bildung der Geschlechtsproducte bei den Pulmonaten. Arch. f. mikr. Anat. 26. Bd. 1886.*

Platner, G. *Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Theilungserscheinungen (Aulastoma). Arch. f. mikr. Anat. 33. Bd. 1889.*

Rabes, O. *Zur Kenntniss der Eibildung bei Rhizotrogus solstitialis. Zeitschr. f. wiss. Zool. 67. Bd. 1900.*

Rabl, C. *Ueber die Entwicklung des Urogenitalsystems der Selachier. Morph. Jahrb. 24. Bd. 1896.*

Rabl, H. *Die ersten Wachsthumserscheinungen in den Eiern von Säugethieren. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien. Math.-Nat. Cl. 3. Abth. 106. Bd. 1897.*

Rabl, H. *Beiträge zur Histologie des Eierstocks des Menschen und der Säugethiere. Anat. Hefte. 11. Bd. 1898.*

Rabl, H. *Mehrkernige Eizellen und mehreiige Follikel. Arch. f. mikr. Anat. 54. Bd. 1899.*

Ransom, W. H. *Observations on the ovum of the osseous fishes. Phil. Transact. London. Vol. 157. 1868.*

Retzius, G. *Die Intercellularbrücken des Eierstockeis und der Follikelzellen, sowie die Entwicklung der Zona pellucida. Hygiea (Festschrift). 1890, u. Verh. d. Anat. Ges. Berlin. 1889.*

Rössler, R. *Beiträge zur Anatomie der Phalangiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 36. Bd. 1881.*

Rückert, J. *Ueber die Entstehung der Excretionsorgane bei den Selachiern. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abth. 1888.*

Rückert, J. *Die erste Entwicklung des Eis der Elasmobranchier. Festschr. f. Kupffer. Jena 1899.*

Russo, A. *Contribuzione alla genesi degli organi negli Stelleridi. Atti Accad. Napoli (2). Vol. 6. 1894 (Beziehung der Keimdrüsen zum Cölomepithel).*

Russo, A. *Sul sistema genitale e madreporico degli Echinidi regolari. Boll. Soc. Natural. Napoli. Vol. 8. 1895 nicht zugänglich).*

Samassa, P. *Ueber die Entstehung der Genitalzellen bei den Ctenophoren. Verhandl. Nat.-Med. Ver. Heidelberg (2). 5. Bd. 1893.*

Sarasin, F. *Die Reifung und Befruchtung des Reptilieneis. Arb. Zool. Instituts Würzburg. 6. Bd. 1883.*

Sarasin, P. u. F. *Entwicklungsgeschichte von Helix Waltoni. Ergebn. nat. Forsch. auf Ceylon. 1. Bd. Wiesbaden 1887.*

Sarasin, P. u. F. *Zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der ceylonesischen Blindwühle. Ergebn. nat. Forsch. auf Ceylon. 2. Bd. 1887.*

Schmidt, A. H. *Untersuchungen über das Ovarium der Selachier. Tijd. Nederl. Dierk. Ver. (2). Deel 6. 1898.*

Schneider, G. *Ueber die Entwicklung der Genitalcanäle bei Cobitis taenia und Phoxinus laevis. Mém. Acad. Pétersbourg (8). T. 2. 1895. (Zool. Anz. 17. Bd. 1894).*

Schockaert, R. *L'ovogénèse chez le Thysanozoon Brocki. La Cellule. T. XVIII. 1901.*

Schottländer, J. *Ueber den Graaf'schen Follikel, seine Entstehung beim Menschen und sein Schicksal beim Menschen und bei Säugethieren. Arch f. mikr. Anat. 41. Bd. 1893.*

Schütz, J. *Ueber den Dotterkern, dessen Entstehung, Structur, Vorkommen und Bedeutung. Inaug.-Diss. Bonn 1882.*

Schultz, A. *Zur Entwicklungsgeschichte des Selachiereis. Arch. f. mikr. Anat. 11. Bd. 1875.*

Schultze, O. *Untersuchungen über Reifung und Befruchtung des Amphibieneis. Zeitschr. f. wiss. Zool. 45. Bd. 1887.*

Schulze, F. E. *Ueber Bau und Entwicklung von Sycandra raphanus. Zeitschr. f. wiss. Zool. 25. Bd. Suppl. 1875.*

Schulze, F. E. *Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Spongien. Zeitschr. f. wiss. Zool. 25.—35. Bd. 1875—81.*

Schumacher, S. v., u. Schwarz, C. *Mehrkernige Eizellen und mehreiige Follikel. Anatom. Anz. 18. Bd. 1900.*

Seeliger, O. *Ueber das Verhalten der Keimblätter bei der Knospung der Cölenteraten. Zeitschr. f. wiss. Zool. 58. Bd. 1894.*

Semon, R. *Studien über den Bauplan des Urogenitalsystems der Wirbelthiere etc. Jena 1891.*

Semon, R. *Die indifferente Anlage der Keimdrüsen beim Hühnchen etc. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 21. Bd. 1887.*

Semper, K. *Eibildung von Thalassema (mitgetheilt von H. Ludwig: Die Eibildung im Thierreich. 1874. p. 53).*

Semper, K. *Das Urogenitalsystem der Plagiostomen etc. Arb. Zool. Inst. Würzburg. 2. Bd. 1875.*

Siebold, C. Th. E. v. *Beiträge zur Parthenogenesis der Arthropoden. Leipzig 1871.*

Sobotta, J. *Die Bildung des Corpus luteum bei der Maus. Arch. f. mikr. Anat. 47. Bd. 1896.*

Sobotta, J. *Die Bildung des Corpus luteum beim Kaninchen. Anatom. Hefte. Wiesbaden 1897.*

Sobotta, J. *Ueber die Entstehung des Corpus luteum der Säugethiere. Ergebn. Anat. u. Entw. 8. Bd. 1899.*

Sommer, A. *Ueber Macrotoma plumbea. Beiträge zur Anatomie der Poduriden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 41. Bd. 1885.*

Spengel, J. W. *Das Urogenitalsystem der Amphibien. Arb. Zool. Inst. Würzburg. 3. Bd. 1876—77.*

Spengel, J. W. *Beiträge zur Kenntniss der Gephyreen. I. Mitth. Zool. Stat. Neapel. 1. Bd. 1879.*

Stauffacher, H. *Eibildung und Furchung bei Cyclas cornea. Jen. Zeitschr. 28. Bd. 1894, u. Vierteljahrsschr. Nat. Ges. Zürich. 38. Bd. 1893.*

Stein, F. *Die weiblichen Geschlechtsorgane der Käfer. Berlin 1847.*

Stöckel, W. *Ueber Theilungsvorgänge in Primordialeiern bei einer Erwachsenen. Arch. f. mikr. Anat. 53. Bd. 1898.*

Stratz, C. H. *Der geschlechtsreife Säugethier-Eierstock. Festschrift Utrecht. Haag 1898.*

Stricht, O. van der. *Contribution à l'étude du noyau vitellin de Balbiani dans l'oocyte de la femme. Anatom. Anzeiger. XIV. Bd. Ergänzungsheft (Vers. Kiel). 1898.*

Stricht, O. van der. *La formation des deux globules polaires etc. dans l'œuf de Thysanozoon. Arch. Biol. t. XV. 1898.*

Stricht, O. van der. *Sur l'existence d'une astrosphère dans l'oocyte au stade d'accroissement. C. R. Assoc. Anatom. 1899.*

Stuhlmann, F. *Die Reifung des Arthropodeneis (Insecten, Spinnen, Myriopoden und Peripatus). Ber. Naturforsch. Ges. Freiburg. 1. Bd. 1886.*

Tessin, G. *Ueber Eibildung und Entwicklung der Rotatorien. Zeitschr. f. wiss. Zool. 44. Bd. 1886.*

Tichomirow, A. *Chemische Studien über die Entwicklung der Insecteneier. Zeitschrift f. physiol. Chemie. 9. Bd. 1885.*

Toyama, K. *On the spermatogenesis of the silk worm. Bull. Coll. Agriculture Tokyo. Vol. II. 1894.*

Ussow, M. *Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden. Arch. de Biol. T. 2. 1881. u. Nachr. Ges. f. Naturw. Anth. Ethnogr. Moskau. 1879.*

Valette St. George, A. v. la. *Zur Samen- und Eibildung beim Seidenspinner. Arch. f. mikr. Anat. 50. Bd. 1897.*

Varenne, A. de. *Recherches sur la reproduction des Polypes hydraires. Arch. Zool. Exp. Gén. Vol. X. 1882.*

Vejdovsky, F. *Beiträge zur Kenntniss der Tomopteriden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 31. Bd. 1878.*

Vejdovsky, F. *Ueber die Eibildung und die Männchen von Bonellia viridis. Zeitschr. f. wiss. Zool. 30. Bd. 1878.*

Vejdovsky, F. *Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. (Oligochaeten.) Prag. 1888—92.*

Verson, E. *La composizione chimica dei gusci nella uova del filugello. Boll. mens. Bachicoltura. 1884.*

Vialleton, L. *Développement de la seiche. Ann. sc. nat. Paris. 7ser. T. VI. 1888.*

Voeltzkow, A. *Entovalva mirabilis, eine schmarotzende Muschel aus dem Darm einer Holothurie. Zool. Jahrb. Syst. Abth. 5. Bd. 1890.*

Wagner, J. *Beiträge zur Kenntniss der Spermatogenese bei den Spinnen. Arb. K. Nat. Ges. Petersburg. 26. Bd. 1896.*

Waldeyer, W. *Eierstock und Ei. Leipzig 1870.*

Weismann, A. *Die Eibildung bei den Daphnoiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 28. Bd. 1877.*

Weismann, A. *Ueber die Bildung von Wintereiern bei Leptodora hyalina. Zeitschr. f. wiss. Zool. 27. Bd. 1876.*

Weismann, A. *Ueber den Ursprung der Geschlechtszellen bei den Hydroiden. Zool. Anz. 3. u. 4. Bd. 1880 u. 1881.*

Weismann, A. *Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydroiden. Jena 1883.*

Wheeler, W. M. *The sexual phases of Myzostoma. Mitth. Zool. Stat. Neapel. 12. Bd. 1897.*

Wheeler, W. M. *The maturation, fecundation and early cleavage of Myzostoma glabrum. Arch. de Biol. t. XV. 1897.*

Wiedersheim, R. *Brutpflege bei niederen Wirbelthieren. Biol. Centr. Bl. 20. Bd. 1900.*

Wielowiejski H. v. *Ueber den Bau der Insectenovarien. Krakau 1886, u. Zool. Anzeiger, 8. u. 9. Bd., 1885 u. 1886.*

Wierzejsky, A. *Atrochus tentaculatus, ein Räderthier ohne Räderorgan. Zeitschr. f. wiss. Zool. 55. Bd. 1893.*

Wijhe, J. W. van. *Ueber die Mesodermsegmente des Rumpfes und die Entwicklung des Excretionssystems bei den Selachiern. Arch. f. mikr. Anat. 33. Bd. 1889.*

Willem, V. *Recherches sur les Collemboles et les Thysanures. Mém. Cour. etc. Acad. Roy. Belgique. 1900.*

Wilson, E. B. *The cell in development and inheritance. New York 1896. (2. Aufl. 1900.)*

Wilson, E. B. *On protoplasmic structure in the eggs of Echinoderms and some other animals. Journ. Morph. Vol. XV. Suppl. 1899*

Winiwarter, H. v. *Recherches sur l'ovogenèse et l'organogenèse de l'ovaire des Mammifères (Lapin et Homme). Arch. Biol. T. XVII. 1900.*

Wirén, A. *Studien über die Solenogastres. 1. u. 2. Theil. Kgl. Svenska Vetenskaps Akad. Handl. Bd. 24 Nr. 12, Bd. 25. Nr. 6. Stockholm 1892.*

Wittich, W. von. *Observationes quaedam de Aranaeorum evolutione ex ovo. Diss. inaug. Hallis 1845.*

Wittich, W. von. *Die Entstehung des Arachnideneis im Eierstock etc. Müller's Archiv. 1849.*

Woltereck, R. *Zur Bildung und Entwicklung des Ostracodeneis. Kerngeschichtliche und biologische Studien an parthenogenetischen Cypriden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 64. Bd. 1898.*

Zelinka, C. *Studien über Räderthiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. 44. u. 47. Bd. 1886 u. 1888.*

Zelinka, C. *Die Gastrotrichen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 49. Bd. 1889.*

Ziegler, H. *Experimentelle Studien über die Zelltheilung. Die Furchungszellen von Beroë ovata. Arch. f. Entw.-Mech. 7. Bd. 1898.*

Litteratur zu Anhang II.

a. Die frühzeitige Sonderung der Geschlechtszellen.

Beard, J. *The morphological continuity of the germ-cells in Raja batis. Anatom. Anz. 18. Bd. 1900.*

Bonnevie, Kristine. *Ueber Chromatin-Diminution bei Nematoden. Jen. Zeitschr. 36. Bd. 1901.*

Boveri, Th. *Ueber Differenzirung der Zellkerne während der Furchung des Eis von Ascaris meg. Anatom. Anz. 2. Bd. 1887.*

Boveri, Th. *Zellenstudien. 3. Heft. Jena. 1890.*

Boveri, Th. *Befruchtung. Merkel-Bonnet, Ergebn. der Anat. u. Entw.-Gesch. 1. Bd. 1891.*

Boveri, Th. *Ueber die Entstehung des Gegensatzes zwischen den Geschlechtszellen und den somatischen Zellen bei Ascaris megalocephala etc. Sitz.-Ber. Ges. Morph. Phys. München. 8. Bd. 1892.*

Boveri, Th. *Die Entwicklung von Ascaris megalocephala mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse. Festschr. für C. von Kupffer. Jena. 1899.*

Brauer, A. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Scorpions. Zeitschr. f. wiss. Zool. 57. u. 59. Bd. 1894 u. 1895.*

Eigenmann, C. H. *Sex differentiation in the viviparous teleost Cymatogaster. Arch. f. Entw.-Mechanik. 4. Bd. 1897.*

Faussek, V. *Zur Anatomie und Entwicklung der Phalangiden. Biol. Centr.-Bl. 12. Bd. 1892, u. Arb. Petersburger Naturf. Ges. Abth. Zoologie. 22. Bd. 1891.*

Faussek, V. *Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden. Trav. Soc. Imp. Nat. St. Pétersbourg. Vol. 28. 1897. (Zool. et Physiol.) und im Zool. Anz. 19. Bd. 1896.*

Faussek, V. *Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden. Mitth. Zool. Stat. Neapel. 14. Bd. 1900.*

Grobben, C. *Die Entwicklungsgeschichte der Moina rectirostris. Arb. Zool. Inst. Wien. 2. Bd. 1879, und Entgegnung auf Samassa's Arbeit. Arch. f. mikr. Anat. 42. Bd. 1893.*

Hamann, O. *Die Urkeimzellen im Thierreich und ihre Bedeutung. Jen. Zeitschr. 21. Bd. 1887.*

Häcker, V. *Ueber die Selbstständigkeit der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz während der Embryonalentwicklung von Cyclops. Arch. f. mikr. Anat. 46. Bd. 1895.*

Häcker, V. *Die Keimbahnen von Cyclops. Ebenda. 49. Bd. 1897.*

Herla, V. *Étude des variations de la mitose chez l'Ascaride mégalocéphale. Arch. de Biol. T. XIII. 1893.*

Heymons, R. *Die Entstehung der weiblichen Geschlechtsorgane von Phyllodromia germanica. Zeitschr. f. wiss. Zool. 53. Bd. 1891.*

Heymons, R. *Ueber die Entstehung der Geschlechtszellen bei den Insecten. Sitz.-Ber. Ges. Nat.-Fr. Berlin. Nr. 10. 1893.*

Heymons, R. *Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren etc. Jena. 1895.*

Kulagin, N. *Ueber die Frage der geschlechtlichen Vermehrung bei den Thieren. Zool. Anz. 21. Bd. 1898.*

Looss, A. *Die Distomeen unserer Fische und Frösche. Bibliotheca zoologica. 1894.*

Maas, O. *Ueber die erste Differenzirung von Generations- und Somazellen bei den Spongien. Verh. Deutsch. Zool. Ges. III, 1893.*

Meyer, O. *Celluläre Untersuchungen an Nematodeneiern. 29. Bd. 1895.*

Noack, W. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Musciden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 70. Bd. 1901.*

Nussbaum, M. *Zur Differenzirung des Geschlechts im Thierreich. Arch. f. mikr. Anat. 18. Bd. 1880.*

Pedaschenko, D. D. *Die Embryonalentwicklung und Metamorphose von Lernaea branchialis. Travaux Soc. Imp. Nat. St. Pétersbourg. Vol. 26. 1898.*

Rabl, C. *Ueber die Entwicklung des Urogenitalsystems der Selachier. Morphol. Jahrb. 24. Bd. 1896.*

Rath, O. vom. *Beiträge zur Kenntniss der Spermatogenese von Salamandra maculosa. Zeitschr. f. wiss. Zool. 57. Bd. 1893.*

Ritter, R. *Die Entwicklung der Geschlechtsorgane und des Darms bei Chironomus. Zeitschr. f. wiss. Zool. 50. Bd. 1890.*

Rückert, J. *Ueber die Entstehung der Excretionsorgane bei den Selachiern. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abth. 1888.*

Samassa, P. *Die Keimblätterbildung bei den Cladoceren. Arch. f. mikroskop. Anat. 41. Bd. 1893.*

Samter, M. *Studien zur Entwicklungsgeschichte der Leptodora hyalina. Zeitschr. f. wiss. Zool. 68. Bd. 1900.*

Schwarze, W. *Die postembryonale Entwicklung der Trematoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 43. Bd. 1887.*

Spemann, H. *Zur Entwicklung des Strongylus paradoxus. Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. und Ont. 8. Bd. 1895.*

Strassen, O. zur. *Embryonalentwicklung der Ascaris megalocephala. Arch. f. Entw.-Mech. 3. Bd. 1896.*

Wheeler, M. W. *The development of the urogenital organs of the Lamprey. Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. 13. Bd. 1900.*

Woodworth, C. W. *Studies on the embryological development of Euranessa antiopa. Butterflies Eastern Unit. States. Cambridge. 1889.*

Zoja, R. *Untersuchungen über die Entwicklung der Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. 47. Bd. 1896.*

b. Die Geschlechtsdifferenzirung.

Born, G. *Experimentelle Untersuchungen über die Entstehung der Geschlechtsunterschiede. Breslauer ärztl. Zeitschrift. 3. Bd. 1881.*

Brooks, W. K. *The law of Heredity. Baltimore. 1883.*

Cohn, L. *Die willkürliche Bestimmung des Geschlechts. Würzburg. 1898.*

Delage, Y. *La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité etc. Paris. 1895.*

Dickel, F. *Das Princip der Geschlechtsbildung etc. Nördlingen. 1898.*

Dickel, F. *Meine Ansicht über die Freiburger Untersuchungsergebnisse von Bieneneiern. Anat. Anz. 19. Bd. 1901.*

Düsing, C. *Die Regulirung des Geschlechtsverhältnisse bei der Vermehrung der Menschen, Thiere und Pflanzen. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. 17. Bd. 1884.*

Geddes, P. *Article: Sex. Encyclopaedia Britannica. Vol. XXI, 1886.*

Geddes, P., *u.* **Thomson, J. A.** *The Evolution of Sex. London. 1889.*

Gemmill, J. E. *On some cases of Hermaphroditism in the Limpet (Patella) with observations regarding the influence of nutrition on Sex in the Limpet. Anat. Anz. 12. Bd. 1896.*

Grassi, B., *e* **Sandias, A.** *Costituzione e sviluppo della Società dei Termitidi. Atti dell' Acad. Gioenia Sc. Nat. (4). Vol. VI e VII. Catania. 1893.*

Griesheim, A. v. *Ueber die Zahlenverhältnisse der Geschlechter bei Rana fusca. Pflüger's Archiv f. Phys. 26. Bd. 1881.*

Henneberg, B. *Wodurch wird das Geschlechtsverhältniss bei den Menschen und bei den höheren Thieren bestimmt? Ergebn. Anat. Entw.-Gesch. 7. Bd. 1897.*

Landois, H. *Ueber das Gesetz der Entwicklung der Geschlechter bei den Insecten. Zeitschr. f. wiss. Zool. 17. Bd. 1867.*

Landois, M. H. *Note sur la loi du développement sexuel des Insects. Compt. Rend. Ac. Paris. T. 64. 1867.*

Maupas, M. *Sur le determinisme de la sexualité chez l'Hydatina senta. Compt. Rend. Ac. Paris. T. 113. 1891.*

Nussbaum, M. *Geschlechtsentwicklung bei Polypen. Verh. Nat. Ver. Bonn. 49. Jahrg. Febr. u. Decbr. 1892.*

Nussbaum, M. *Die Entstehung des Geschlechts bei Hydatina senta. Arch. f. mikr. Anat. 49. Bd. 1897.*

Petrunkewitsch, A. *Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienenei. Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. 14. Bd. 1901.*

Pflüger, E. *Einige Beobachtungen zur Frage über die das Geschlecht bestimmenden Ursachen. Arch. f. d. ges. Phys. 26. Bd. 1881.*

Pflüger, E. *Hat die Concentration des Samens einen Einfluss auf das Geschlecht? Ebenda. 29. Bd. 1882.*

Pflüger, E. *Ueber die das Geschlecht bestimmenden Ursachen und die Geschlechtsverhältnisse bei den Fröschen. Ebenda. 29. Bd. 1882.*

Pflüger, E. *Wirkt der Saft der Hoden nicht-brünstiger Männchen befruchtend? Ebenda. 29. Bd. 1882.*

Pflüger, E. *Untersuchungen über die Bastardirung der anuren Batrachier und die Principien der Zeugung. Ebenda. 32. Bd. 1883.*

Reichenau, W. v. *Ueber den Ursprung der secundären männlichen Geschlechtscharactere, insbesondere bei den Blatthornkäfern. Kosmos. 10. Bd. 1881—82.*

Rothert, W. *Zur Kenntniss der in Vaucheria-Arten parasitirenden Rotatorie Notommata etc. Zool. Jahrb. Abth. f. Syst. 9. Bd. 1897.*

Schmankewitsch, W. J. *Ueber das Verhältniss der Artemia salina Miln. Edw. zur Artemia Mühlhauseni Miln. Edw. und dem Genus Branchipus Schäff. Zeitschr. f. wiss. Zool. 25. Bd. Suppl. 1875.*

Treat, Mary. *Controlling sex in Butterflies. American Naturalist. Vol. 7. 1873.*

Watase, S. *On the phenomena of sex-differentiation. Journ. of Morph. Vol. VI. 1892.*

Watase, S. *On the phenomena of sex-differentiation. Woods Holl Biol. Lect. 1893.*

Weismann, A. *Die Entstehung der cyclischen Fortpflanzung bei den Daphnoiden. Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden VII. Zeitschr. f. wiss. Zool. 33. Bd. 1880.*

Weismann, A. *Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung. Jena. 1892.*

Weismann, A. *Ueber die Parthenogenese der Bienen. Anat. Anz. 18. Bd. 1900.*

Wesenberg-Lund, C. *Ueber dänische Rotiferen und über die Fortpflanzungsverhältnisse der Rotiferen. Zool. Anz. 21. Bd. 1898.*

Wilson, E. B. *The cell in development and inheritance. II. Ed. New York. 1900.*

Yung, E. *De l'influence de la nature des aliments sur la sexualité. Compt. Rend. Ac. Paris. T. 93. Nov. 1881.*

Nachtrag.

Cuénot, L. *Sur la détermination du sexe chez les animaux. Bull. Sc. France et Belg. t. 32, 1899.*

Diese für die Behandlung des Problems der Geschlechtsbestimmung wichtige Arbeit wurde uns leider zu spät bekannt, als dass sie hier noch hätte Berücksichtigung finden können, doch verweisen wir auf Cap. VI.

V. Capitel.

Sperma und Spermatogenese.

I. Morphologie der Spermatozoen.

Sperma oder Samen nennt man die in den männlichen Keimdrüsen und Leitungswegen der Thiere befindliche Flüssigkeit, welche als wichtigsten Bestandtheil die Spermatozoen enthält. Da diese letzteren zumeist sehr zarte und leicht bewegliche zellige Gebilde sind, so erscheint ihre Unterbringung in einer Flüssigkeit sowohl innerhalb der Leitungsorgane wie auch besonders bei der Abgabe nach aussen (Ausspritzung, Ejaculation) als das Gegebene. Diese Flüssigkeit wird von Drüsenzellen und drüsigen Organen des Leitungsapparats secernirt, sie ist stark eiweisshaltig und enthält ausser den Spermatozoen noch verschiedenartige, geformte Gebilde, wie abgestossene Zellen, Lymphkörperchen, Pigmentkörner, Fetttropfen, rundliche Lecithinkörper, sogen. Spermakrystalle u. s. w. Dies verhält sich übrigens bei den einzelnen Thierformen verschieden und hängt jedenfalls von der Art und Weise der Entleerung des Samens, sowie davon ab, wie lange derselbe im Leitungsapparat des männlichen oder weiblichen Thiers, in der Samenblase oder einem Receptaculum seminis zu verweilen hat, ob er in Spermatophoren eingeschlossen wird u. s. f. Wir werden der Samenflüssigkeit als solcher keine besondere Aufmerksamkeit zu schenken haben, sondern werden uns nur mit ihrem hauptsächlichstem oder jedenfalls wichtigsten Bestandtheil, den Spermatozoen, beschäftigen.

In der Bezeichnung „Spermatozoon“ ist schon ein wesentlicher Character der männlichen Genitalproducte enthalten, nämlich die Beweglichkeit; als weitere Merkmale, welche sie von den weiblichen Geschlechtszellen unterscheiden, kommen hinzu die mit ihrer Bewegungsfähigkeit eng verbundene Gestalt, sowie die durch den Mangel an Nährmaterial bedingte sehr geringe Grösse und die enorme Zahl, in welcher sie erzeugt werden. Alle diese Merkmale finden sich im engsten Zusammenhang mit der Function der Spermatozoen, welche darin besteht, das Ei aufzusuchen und die Befruchtung zu vollziehen. Die Spermatozoen werden entweder frei in's Wasser oder in den weiblichen Leitungsapparat, jedenfalls aber in ein flüssiges Medium entleert, in welchem sie die Möglichkeit selbstständiger Bewegung

haben. Bevor ein Spermatozoon zur Befruchtung gelangt, geht naturgemäss eine sehr grosse Zahl zu Grunde, daher die ungeheure Menge und hieraus folgend die geringe Grösse der Spermatozoen. Diese tritt gegenüber dem mit wenigen Ausnahmen unvergleichlich viel grösseren Umfang des Eis völlig zurück. Dadurch ist es gegeben, dass der Einfluss der männlichen Geschlechtszelle auf den Verlauf der Entwicklung weit geringer ist als der des Eis, zumal wenn letzteres besonders voluminös und dotterreich ist.

Entsprechend ihrer geringen Grösse und freien Beweglichkeit enthalten die Spermatozoen keine Nährsubstanz; trotzdem können entweder in den Samenzellen selbst (Nematoden) oder doch in den Samenbildungszellen dotterähnliche Substanzen auftreten (Crustaceen, Myriopoden, Insecten), so dass es scheint, als wenn auch die männliche Geschlechtszelle einen Anlauf zur Bildung von Nährmaterial in ihrem Körper nähme, diesen jedoch in Folge ihrer ganz andersartigen Entwicklung und Function schon bald wieder aufgäbe. Hierzu ist übrigens zu bemerken, dass in den Samenbildungszellen körnige Substanzen auftreten (Insecten, Gastropoden), die mit Dotterkörnern leicht verwechselt werden konnten, in Wirklichkeit jedoch eine andere Bedeutung haben, indem sie zur Ausbildung bestimmter Theile des Spermatozoons verwendet werden (Henking 1891, Paulmier 1899 und Meves 1900; vgl. auch p. 518).

Zumeist zeigen die Spermatozoen die Form eines, freilich stark modificirten Schwärmlings und ähneln somit bis zu einem gewissen Grade den Spermatozoiden der Kryptogamen. Ausnahmen von der Regel, dass die Spermatozoen die Gestalt einer Geisselzelle besitzen, kommen öfter vor und sollen weiter unten (p. 441 ff.) besprochen werden. Die typische, gewissermaassen flagellatenähnliche Form der Spermatozoen findet sich in allen Abtheilungen des Thierreichs, von den Poriferen bis hinauf zu den Säugethieren, und auch bei den Protozoen kommen als „Spermatozoiden" geisseltragende Schwärmer vor, die mit denen der Kryptogamen noch grössere Aehnlichkeit aufweisen als die Spermatozoen der Metazoen; sie tragen nämlich an dem mit einem deutlichen Kern versehenen Zelleib nicht wie die Spermatozoen der mehrzelligen Thiere nur eine Geissel, sondern besitzen gewöhnlich deren zwei. In den einzelnen Fällen ist die Form der Spermatozoen gewissen Wandlungen unterworfen, die vor Allem den feineren Bau betreffen und, in so fern sie auf die äussere Form verändernd einwirken, dennoch deren Hauptcharacter nicht wesentlich beeinflussen.

A. Die flagellatenförmigen Spermatozoen.

Das geisseltragende Spermatozoon, mit welchem wir uns zunächst beschäftigen, setzt sich aus einem compacteren Theil, dem sogen. Kopf, und aus einem zarten geisselförmigen Anhang, dem Schwanz zusammen (Fig. 225); zwischen beide schiebt sich gewöhnlich das Verbindungs- oder Mittelstück ein[1]). Das Ganze hat den morphologischen Werth einer Zelle, ohne dass es sich freilich

[1]) Wir werden durchgehends den kürzeren und bezeichnenden Namen Mittelstück brauchen.

so leicht wie das Ei als solche zu erkennen gäbe. Den Zellkern haben wir im Spermatozoenkopf zu suchen, welcher sogar in den meisten Fällen fast ausschliesslich aus Kernsubstanz besteht, wie die spermatogenetischen und cytologischen Untersuchungen gelehrt haben. Es scheint, dass die Kernmasse von einem äusserst dünnen Protoplasmamantel umgeben ist, der sich in den Schwanzanhang, eventuell durch Vermittlung des Mittelstücks fortsetzt; dieses letztere gilt als Sitz des Centrosomas.

Von der einfachen Form des Spermatozoons, wie z. B. Fig. 225 *A* sie von einer Meduse darstellt, finden sich nun alle möglichen Abweichungen, welche durch die Ausbildung des Kopfes, Mittelstückes, Schwanzes und andere Eigenthümlichkeiten bedingt sind; so kommen vor Allem zu den genannten Bestandtheilen eines Spermatozoons noch andere hinzu. Am Kopf tritt vorn das sogen. Spitzenstück auf, welche Vorrichtung offenbar zu dem Eindringen des Spermatozoons in das Ei in Beziehung steht und sich hierzu am Vorderende spitz nadelartig geformt oder aber (bei breiten Spermatozoenköpfen) an der vorderen Kante schneidenartig zugeschärft zeigt (Fig. 225 *A*, *C*, Fig. 226 *C*—*E* und Fig. 232 p. 406). An der Basis des Kopfes wird bei manchen Spermatozoen noch ein sogen. Endknopf angetroffen (Fig. 226 und 227 *A*); der Schwanz kann sich aus einem Axenfaden und einer undulirenden Membran zusammensetzen und durch Verlängerung des ersteren noch ein ausserordentlich feines Endstück bilden (Fig. 225—227, 233). Diese Bestandtheile sind jedoch nicht bei allen Spermatozoen ausgebildet, und durch ihr Vorhandensein oder Fehlen wie auch durch die wechselnde Form und Grösse von Kopf und Schwanz kommen jene schon erwähnten Schwankungen im Bau der Spermatozoen zu Stande (Fig. 225—233).

Fig. 225. Spermatozoen verschiedener Thiere. *A* Aurelia aurita, *B* Crossaster papposus, *C* Allolobophora terrestris, *D* Patella pellucida, *E* Ciona intestinalis (nach E. Ballowitz), *F* Equus caballus (nach Jensen).
est Endstück, *k* Kopf, *m* Mittelstück, *sp* Spitzenstück.

1. Der Kopf des Spermatozoons.

a. Die Form des Kopfes.

Der Kopf der Spermatozoen kann von kurzer, gedrungener oder langgestreckter, schlanker Gestalt sein (Fig. 225 *A*—*E*); im ersteren



Fall zeigt er Kugelform, wie z. B. bei verschiedenen Knochenfischen (Esox, Cyprinus, Fig. 239 p. 419), doch ist die reine Kugelgestalt offenbar seltener, denn schon bei anderen Teleostiern tritt an der einen Seite des Kopfes eine Abplattung oder dellenartige Einsenkung auf (so bei Perca, Leuciscus, Fig. 239 *F* u. *G*). Die Abplattung kann sich so weit fortsetzen, dass der Kopf schliesslich eine scheibenförmige Gestalt zeigt und von der Fläche gesehen zwar noch kreisrund, von der Kante jedoch mehr walzenförmig und wegen der einen convexen Fläche gebogen erscheint (Zoarces viviparus, Fig. 238 *C* p. 417).

Genauere Angaben über die Kopfform der Knochenfischspermatozoen finden sich ausser bei Ballowitz noch bei Leydig, Miescher, Jensen, His; besonders Miescher beschreibt einen sehr complicirten Bau der Lachsspermatozoen mit einem sogen. „Microporus" am hinteren Kopfende als Ansatz-, bezw. Durchtrittsstelle des Axenfadens der Geissel.

Erfolgt die Abplattung auf beiden Seiten, wie dies bei den Säugethierspermatozoen der Fall ist, so wird die Scheibenform eine noch ausgesprochenere. Als Beispiel sei Vesperugo angeführt, deren Spermatozoen einen länglichen, fast viereckigen Kopf besitzen, der am vorderen Rand zugeschärft erscheint (Fig. 226 *C* u. *D*); ähnlich verhalten sich auch die Seitenränder, und der Hinterrand des Kopfes ist etwas eingebuchtet, in welche Vertiefung sich das Endknöpfchen des Axenfadens hineinlegt (Fig. 226). Die Scheibenform des Kopfes tritt noch weit deutlicher an den Spermatozoen anderer Säugethiere, beispielsweise bei Talpa, Meles, beim Hund, Pferd, Stier und anderen, hervor, indem der Kopf umfangreicher, vor Allem breiter wird und dabei ziemlich dünn ist, wie sich gelegentlich beim Umschlagen der Ränder bemerken lässt; der Hinterrand pflegt auch dann etwas eingebuchtet oder doch abgestutzt zu sein (Fig. 226 *E*).

Eine abweichende und sehr auffallende Kopfform kommt bei Säugethierspermatozoen dadurch zu Stande, dass sich der vordere Theil des Kopfes hakenförmig umbiegt, wie dies bei der Ratte der Fall ist (Fig. 226 *A* u. *B*). Ableiten lässt sich diese Gestalt aus der Scheibenform, indem wie bei dieser der Kopf (besonders in seinen hinteren Parthien) stark abgeplattet erscheint; er streckt sich aber

Fig. 226. Spermatozoen von Säugethieren. *A* und *B* Mus decumanus, *C* und *D* Vesperugo noctula, *E* Bos taurus (nach E. Ballowitz), *A* und *B* (nach Jensen).

est Endstück, *g* Geissel, *h* Hakenstäbchen, *ha* Hals, *hst* Hinterstück des Kopfes, *k* Kopf, *kp* Kopfkappe, *m* Mittelstück, *sp* Spitzenstück, *vst* Vorderstück des Kopfes.

mehr in die Länge und nimmt in dem vordersten schmalen Theil die Hakenkrümmung an. Der Unterschied dieser beim ersten Anblick sehr differenten Form des Kopfes erscheint nicht so bedeutend, wenn man die bei manchen Säugethieren vorkommende Biegung des im Uebrigen flächenhaft entwickelten Kopfes (Fig. 232), sowie die Abschrägung am Hinterende und den bei anderen Säugethieren (z. B. bei den Fledermäusen) zu beobachtenden Uebergang aus der unter Umständen fast kreisförmigen Gestalt des Kopfes in die einer länglichen Ellipse in Betracht zieht (Fig. 226 *C* u. *D*).

Wie sich bis zur Scheibenform und sogar jenen abweichenden Gestalten Uebergänge von der fast kugligen Form des Spermatozoenkopfes finden lassen, so ist dies auch nach anderer Richtung der Fall. Vielfach streckt sich der Kopf nur um ein Weniges in die Länge und wird dadurch walzenförmig, wobei seine Gestalt doch noch ziemlich gedrungen bleibt, oder es spitzt sich das vordere Ende zu, so dass sich dann die bei recht vielen Thieren vorkommende Spindelform des Kopfes ergibt; derartig geformte Spermatozoen trifft man bei Fischen, Reptilien, Ascidien, Mollusken, Echinodermen und vielen anderen Formen an (Fig. 225, 227, 239). Wieder bei anderen, z. B. bei Insecten, Amphibien, wird die Längsstreckung des Kopfes recht bedeutend, so dass er ein langes, spindelförmiges, nach vorn meist stark verschmälertes Gebilde darstellt (Fig. 234—237). Mit der Längsstreckung kann eine bedeutende Verschmälerung verbunden sein, so dass der sehr dünn gewordene Kopf sich wenig oder gar nicht vom übrigen Spermatozoon auszeichnet und erst durch Einwirkung von Reagentien kenntlich gemacht werden kann. Solche langgestreckte und dünne Spermatozoenköpfe finden sich bei Würmern (Lumbricus), Gastropoden (Littorina), Insecten (Brontes, Blatta) u. a.

Die spindelförmige Gestalt des Spermatozoenkopfes kann unschwer eine Wandlung erfahren, und zwar dadurch, dass der mehr oder weniger langgestreckte Kopf eine spiralige Drehung annimmt, von welcher man es für wahrscheinlich halten darf, dass sie das Eindringen in das Ooplasma durch bohrende Bewegung begünstigt. Derartig spiralig gedrehte Spermatozoenköpfe finden sich bei den Selachiern, Amphibien, Vögeln, aber auch bei wirbellosen Thieren, z. B. bei Gastropoden (Paludina, Fig. 270 *B* p. 461).

Die Spiralwindung des Kopfes kann bei nahe verwandten Arten vorhanden sein und fehlen, wie dies alle die genannten Gruppen zeigen. Unter den Selachiern scheinen einige, wie Scyllium canicula einen gerade gestreckten Kopf von ungefähr cylindrischer Gestalt zu haben, während er bei anderen nur im hinteren Theil drehrund, vorn jedoch gewunden ist (Raja oxyrhynchus). Auch die Zahl der Windungen ist verschieden, so soll der Spermatozoenkopf von Scymnus nur zwei lange Spiraltouren beschreiben, während bei anderen, Haifischen und Rochen drei, vier, fünf und mehr, bei Pristiurus nach Rückert neun Windungen zu unterscheiden sind (Fig. 238 *A*). Bei Pelobates sind die Windungen ebenfalls in grösserer Zahl vorhanden und setzen sich deutlich auch auf das Spitzenstück fort (Fig. 233 *D* p. 411), welches ähnlich wie bei den Spermatozoen von Raja, zumal im frischen Zustande, nicht scharf vom übrigen Kopf unterschieden ist.

Eine besonders ausgeprägte und zweckmässige Bohrerform erhält der Kopf bei den Vögeln, obwohl auch unter ihnen Formen mit

weniger stark gewundenen und sogar gerade gestrecktem Kopf vorkommen. Bei den Möven, beim Milan und Kiebitz (Larus, Milvus, Vanellus), also bei recht verschiedenartigen Vögeln beschreibt Ballowitz Spermatozoen mit langem cylindrischem Kopf, welche sich nach vorn kaum verschmälern und am Vorder- wie Hinterende abgestutzt erscheinen (Fig. 227 *B* u. *C*). An diesen stäbchen-

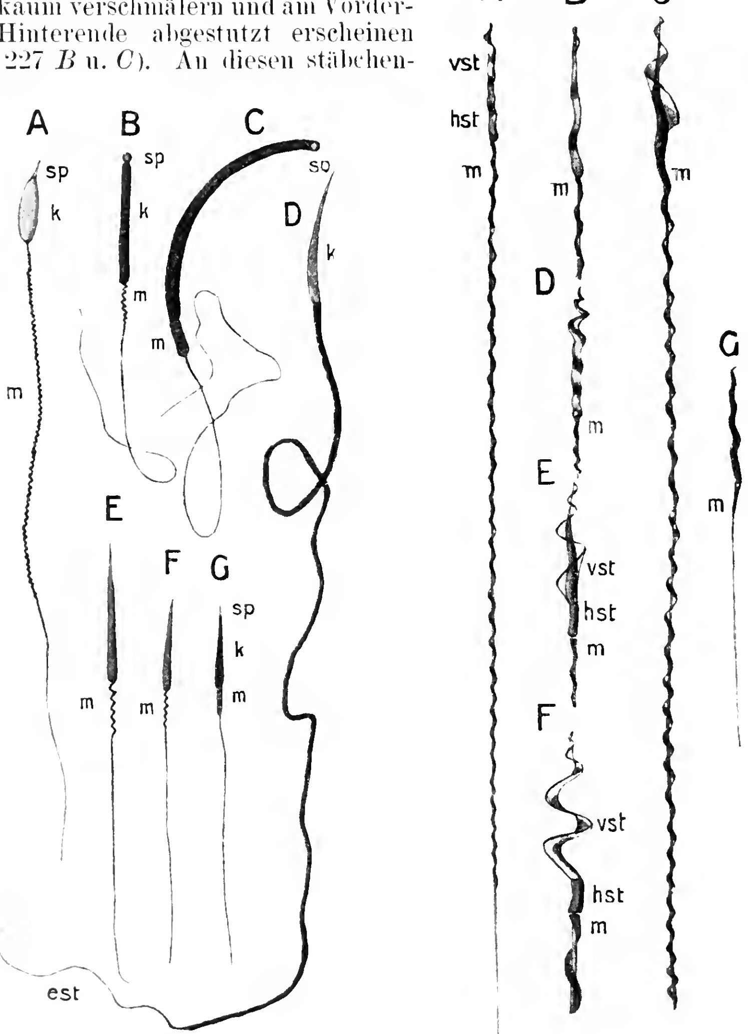


Fig. 227. *A* Tropidonotus natrix, *B* gewöhnliches und *C* „Riesenspermatozoon" von Larus ridibundus, *D* Columba livia dom., *E* „Riesenspermatozoon" und *F*, *G* gewöhnliche Spermatozoen von Tadorna vulpanser (nach E. Ballowitz). *est* Endstück, *k* Kopf, *m* Mittelstück, *sp* Spitzenstück.

Fig. 228. Spermatozoon verschiedener Vögel. *A* Chelidon urbica, *B* Kopf und Vorderende der Geissel eines Spermatozoons von Sylvia nisoria, *C* grösserer Theil eines Spermatozoons von Fringilla coelebs, *D* Phyllopneuste hypolaïs, *E* Ligurinus chloris, *F* Muscicapa grisola, *G* Lanius collurio (nach E. Ballowitz).
vst Vorderstück, *hst* Hinterstück des Kopfes, *m* Mittelstück.

förmigen Köpfen ist bisweilen eine zarte Querstreifung wahrzunehmen, die sich auch bei den etwas abweichend geformten Spermatozoenköpfen finden kann, wie sie bei Hühnervögeln, Tauben, Enten u. a. (Gallus, Columba, Anas, Tadorna, Cuculus, Picus) vorkommen. Diese Spermatozoen besitzen einen pfriemenförmigen, hinten breiten, vorn zugespitzten Kopf (Fig. 227 *D—G*). Derartig geformten Spermatozoen stehen diejenigen am nächsten, bei welchen der Kopf nur wenig gewunden ist, ähnlich wie dies oben für die Selachier beschrieben wurde. Schon solche noch sehr einfach gebildete Vogelspermatozoen weisen eine Eigenthümlichkeit auf, welche für die Samenfäden vieler Vögel characteristisch ist: an der Spitze tritt eine äusserst zarte Verbreiterung in Form eines spiralig gewundenen Saumes auf (Fig. 228 *A* u. *B*). Dieser Saum ist bei anderen Spermatozoen noch stärker entwickelt, bei Fringilla coelebs z. B. beginnt er in der Mitte der ersten hinteren Windung des Kopfes und verläuft an der convexen Aussenfläche der Kopfspirale bis zur Spitze, wobei er immer niederer wird (Fig. 228 *C*). Durch diese Vorrichtung wird der vordere Kopftheil zu einer sehr vollkommenen Schraube umgewandelt. Indem der Kopf selbst stark gewunden erscheint, tritt die Bohrer- oder Korkzieherform noch deutlicher hervor (Muscicapa grisola, Fig. 228 *D—F*).

An dieser Stelle lässt sich wohl am besten die höchst absonderliche Kopfform anschliessen, welche Ballowitz bei den Spermatozoen eines Käfers aus der Familie der Carabiden, einem Calathus, auffand. Der Kopf besteht aus drei halbmondförmigen Stücken, die hinter einander mit der Concavität nach hinten gerichtet angeordnet und durch einen dünnen Faden verbunden sind (Fig. 229). Es scheint, dass das vorderste dieser drei Stücke noch von einer Kappe andersartiger Substanz überdeckt sein kann (Fig. 229 *B*). Wo die Geissel in den Kopf übergeht, zeigt der verbindende Faden eine beträchtliche Verdickung. In einer seitlichen Ansicht bietet der Kopf eines solchen Spermatozoons das Bild einer mit drei Paar Widerhaken besetzten Harpune, so dass den drei halbmondförmig gebogenen Stücken ausserdem noch eine Biegung nach anderer Richtung eigen sein muss.

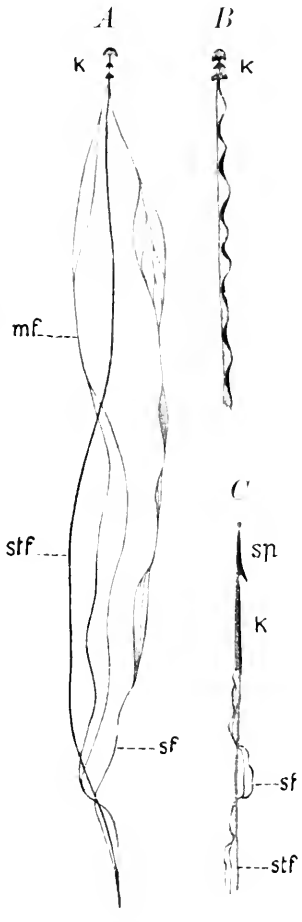


Fig. 229. Spermatozoen und Vorderende derselben *A* und *B* von Calathus, *C* von Copris lunaris (nach E. Ballowitz).
k Kopf, *sp* Spitzenstück, *stf* Stützfaser, *mf* Mittelfaser, *sf* Saumfaser (Krausensaum).
A und *C* zeigen die Auflösung des Schwanzfadens in Fasern und Fibrillen nach Maceration.

Abweichende Formen des Kopfes kommen auch sonst bei Insecten.

z. B. bei Orthopteren vor; so trägt der Kopf bei Locusta und Decticus zwei nach hinten gerichtete derbe Stacheln, wodurch er ein ankerartiges Aussehen gewinnt. In wie weit diese letztere Bildung mit dem noch zu besprechenden Spitzenstück zu vergleichen ist, welches ein regelmässiges Vorkommniss am Spermatozoenkopf der Insecten darstellt, soll hier nicht untersucht werden, jedenfalls aber pflegt es sich bei diesem Spitzenstück um eine zarte, ziemlich hinfällige Bildung zu handeln.

Nach GILSON's Darstellung entstehen die Kopfhaken aus einem anfangs rundlichen, vacuolenähnlichen Gebilde, welches dem Kern sehr nahe anliegt und sich später verbreitert, um, immer dem Kern dicht anhaftend, allmälig seine definitive zweischenklige Form anzunehmen. Man denkt dabei an eine Modification der Sphäre, wovon bei Behandlung der Spermatogenese noch die Rede sein wird (p. 500, 510 u. 518).

Auf die ebenfalls sehr eigenartige Kopfform der Spermatozoen der Dytisciden, die zu der bei diesen eintretenden Verkuppelung zweier Spermatozoen in Verbindung steht, soll weiter unten eingegangen werden (vgl. p. 464).

Das an und für sich sehr auffällige Verhalten, dass (nach den Angaben von E. und K. BALLOWITZ) an den Spermatozoen verschiedener von ihnen untersuchter Cirripedien ein dem Kopf anderer Spermatozoen vergleichbarer Abschnitt nicht vorhanden ist, obwohl diese Samenfäden in der Form den geisselförmigen Spermatozoen entsprechen (Fig. 264, p. 453) und wie diese einen Zerfall in Fibrillen zeigen, dürfte seine Erklärung beim Vergleich mit anderen Krebsspermatozoen finden. Man möchte annehmen, dass es sich einfach um die bandförmige Längsstreckung nicht geisselförmiger Spermatozoen handelt, wie sie anderen Crustaceen ebenfalls zukommen, wenn nicht von Cirripedien auch geisselförmige, mit einem Kopfabschnitt versehene Spermatozoen beschrieben worden wären (NUSSBAUM). Wir werden auf diesen Punkt bei Besprechung der abweichenden Spermatozoenformen nochmals zurückzukommen haben (p. 452).

b. Der Bau des Kopfes.

Im Allgemeinen kann man sagen, dass der Spermatozoenkopf als ein ziemlich homogenes, einheitliches Gebilde erscheint; doch ist dies durchaus nicht immer der Fall, sondern bei vielen Thieren lässt er eine Zusammensetzung aus verschiedenen Bestandtheilen erkennen, wobei wir zunächst von dem sogen. Spitzenstück und dem Endknöpfchen absehen.

Wir möchten zuerst eines Verhaltens gedenken, welches freilich nur ausnahmsweise vorzukommen scheint, nämlich der Zusammensetzung des Kopfes aus einer Anzahl stark färbbarer Abschnitte, die durch helle Querlinien getrennt werden (Fig. 230). Spermatozoen mit so eigenartig vertheilter chromatischer Substanz sind von WHEELER für Myzostoma beschrieben worden, und ein ganz ähnlicher Bau des Kopfes kommt auch bei einer acölen Turbellarie vor (Fig. 255 *F*, p. 442).

Bemerkenswerth ist dabei, dass zwei verschiedene Species von Myzostoma sich in so fern different verhalten, als bei der einen (M. glabrum) nur 24 Chromatinscheiben, bei der anderen (M. cirri-

ferum) dagegen deren etwa 60 vorhanden sind. Der Kopf scheint ziemlich direct in den Schwanz überzugehen, wenigstens konnte bisher ein Mittelstück nicht festgestellt werden; der Schwanz ist lang, aber sehr zart. Im Zusammenhang mit der Gliederung in eine Reihe verschieden färbbarer Abschnitte scheint der langgestreckte Kopf sehr geschmeidig geworden zu sein, und WHEELER schreibt ihm eine grössere Antheilnahme an der Locomotion als der Geissel zu, die er für zu schwach hält. Dass es sich bei dem gestreiften Theil des Spermatozoons wirklich um den Kopf und nicht etwa um das Mittelstück handelt, von welchem wir einen diesem nicht ganz unähnlichen Bau noch kennen lernen werden, geht aus den freilich nur geringen spermatogenetischen Daten hervor, welche erkennen lassen, dass dieser Theil aus dem Kern der Spermatide entsteht. Uebrigens kommt eine Querstreifung des Kopfes auch sonst gelegentlich noch vor, wie sich dies aus den Angaben von BALLOWITZ über die Spermatozoen der Vögel (Vanellus) und einiger Käfer (Hydrophilus und Chrysomela) ergibt. Es ist vielleicht nicht ohne Bedeutung, dass man es in allen diesen Fällen mit verhältnissmässig langen Spermatozoenköpfen zu thun hat.

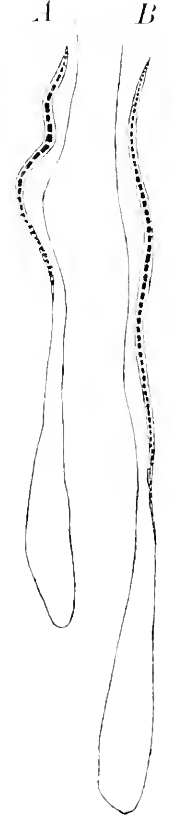


Fig. 230. Spermatozoen *A* von Myzostoma glabrum, *B* von M. cirriferum (nach WHEELER).

Einen recht complicirten Bau des Kopfes können die in Kopfform und Bewegung an die Spermatozoen der Knochenfische erinnernden Spermatozoen der Echinodermen besitzen. An Stelle des bei vielen thierischen Spermatozoen vorn am Kopf auftretenden Spitzenstücks weisen sie vielfach eine grübchenförmige Einsenkung auf, die man ebenfalls als Mikroporus bezeichnet hat (Fig. 231 *A* u. *B*). Sie ist von dem sog. Ringkörper umgeben, welcher ein starkes Färbungsvermögen besitzt, und an den sich nach hinten ein weniger stark färbbarer, halbkugelförmiger Körper anschliesst. Zwischen letzterem und dem Mittelstück ist übrigens noch ein dunkles Kügelchen vorhanden, welches möglicher Weise dem Endknöpfchen des noch zu erwähnenden Axenfadens entspricht.

Die Zusammensetzung des Kopfes aus mehreren Theilen ist sehr deutlich bei den mit spiralig gewundenem Kopf versehenen Spermatozoen der Vögel. Unter der Einwirkung von Reagentien und Farbstoffen hebt sich ein hinterer Abschnitt deutlich von einem vorderen ab und gibt sich in so fern als der Hauptbestandtheil des Kopfes zu erkennen, als er allein durch Kernfarbstoffe intensiv gefärbt wird, während der vordere Abschnitt ungefärbt bleibt. An Umfang sind die beiden Kopfabschnitte recht verschieden, so kann das Hinterstück dem Vorderstück an Länge ziemlich gleich sein oder erheblich dagegen zurücktreten (Fig. 228); der Spiralsaum zeigt sich besonders an dem Vorderstück ausgebildet.

Die genannten Eigenschaften des Vorderstücks legen den Vergleich mit dem sog. Spitzenstück anderer Spermatozoen sehr nahe, obwohl es

seiner Entstehung nach ausdrücklich auf den Kern zurückgeführt wird (A. VON BRUNN). Wenn es sich thatsächlich um ein Spitzenstück handelte, so würde dieses bei den Samenfäden mancher Vögel gegenüber dem färbbaren und als zweifelloses Kernderivat zu betrachtenden wichtigeren Hinterstück eine recht beträchtliche Ausdehnung erlangen können (Fig. 228 *E* und *F*). Der zunächst bei Betrachtung derartiger Spermatozoen sich aufdrängende Eindruck, als ob man es in dem „Hinterstück“ des Kopfes mit dem Verbindungs- oder Mittelstück zu thun habe (vgl. Fig. 228 *E* und *F* mit Fig. 227 *C* und *G*), scheint durch das soeben erwähnte Verhalten des Vorder- und Hinterstücks gegen Farbstoffe widerlegt zu werden.

Die Zusammensetzung des Kopfes aus zwei Theilen, wie sie uns bei den Vögeln entgegentritt, findet sich auch bei den Spermatozoen

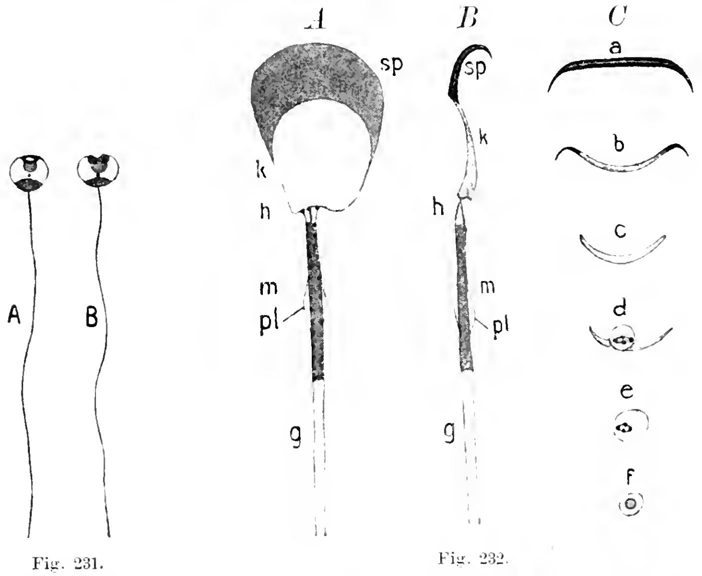


Fig. 231. Spermatozoen von Crossaster papposus (nach E. BALLOWITZ).

Fig. 232. Vorderende des Spermatozoons von Cavia cobaya. *A* Flächenansicht, *B* Kantenansicht, *C* Querschnitte *a* vom Spitzenkörper, *b* vorn, *c* weiter hinten durch den Kopf, *d* durch Kopf und Hals, *e* durch den Hals, *f* durch das Mittelstück (nach MEVES).

g Geissel, *h* Hals, *k* Kopf, *m* Mittelstück, *pl* Plasmahülle des Mittelstücks, *sp* Spitzenkörper.

anderer Thiere, z. B. bei den Säugethieren; ja, sie geht hier noch weiter, wie aus den Angaben früherer Autoren (SCHWEIGGER-SEIDEL, VALENTIN, A. VON BRUNN) bereits entnommen werden konnte und durch die neueren Untersuchungen von FÜRST, JENSEN und besonders von BALLOWITZ mit Sicherheit nachgewiesen wurde. Danach entsteht der Kopf der Säugethierspermatozoen aus einem Vorderstück und einem Hinterstück, welche sich bei der Behandlung mit Reagentien und Farbstoffen scharf von einander scheiden (Fig. 226 *E*). Aehnlich wie dies für die Samenfäden der Vögel angegeben wurde, ist der Umfang der beiden Abschnitte bei den einzelnen Arten ein ver-

schiedener; so macht das Hinterstück beim Hund, Schwein, Schaf, Kaninchen nur etwa das hintere Viertel des Kopfes aus, während es bei Lutra und Meles mehr als ein Drittel desselben umfasst.

Ausser dieser Zusammensetzung aus zwei Abschnitten lässt der Kopf der Säugethierspermatozoen in so fern noch eine weitere Differenzirung erkennen, als sich von der vorderen, ungefähr geradlinigen Grenze des Hinterstücks ein nach vorn convexer Körper in das Vorderstück hinein erstreckt (Fig. 226 *E*). Auch dieser Innenkörper des Kopfes zeigt bei den einzelnen Arten einen verschiedenen Umfang und stellt je nachdem ein kleineres oder grösseres Scheibensegment dar.

Während der Spermatozoenkopf z. B. bei Cavia cobaya von der Fläche gesehen ganz eben und nur aus mehreren Abschnitten zusammengesetzt erscheint (Fig. 232 *A*), bietet er in der Kantenansicht einen völlig anderen Anblick dar (Fig. 232 *B*). Der eigentliche Kopf zeigt eine Krümmung, welche der des vorderen Abschnittes entgegengesetzt gerichtet ist; hinten erscheint er dicker, vorn dagegen weit dünner; hier sitzt ihm dann der ebenfalls nach vorn dünner werdende und sich stark krümmende Vorderabschnitt auf (Fig. 232 *B*). Letzterer soll übrigens aus zwei Blättern bestehen, die in der Kantenansicht durch einen hellen Spalt getrennt erscheinen (Meves, Fig. 232 *B* u. *C*). Die Flächen- und die Kantenansicht erfahren eine Ergänzung durch die Querschnitte, welche zeigen, dass zu der geschilderten noch eine weitere Krümmung hinzukommt (Fig. 232 *C*); der eigentliche Kopf erweist sich danach löffelartig ausgehöhlt, während sich am vorderen Abschnitt nur die Ränder, und zwar nach der entgegengesetzten Richtung umgebogen, zeigen (Fig. 232 *C*, *a—c*).

Nach den neueren spermatogenetischen Untersuchungen an Säugethieren und besonders nach der von Meves und von Lenhossek gegebenen Darstellung ist der vordere Abschnitt des Kopfes dem Spitzenstück anderer Spermatozoen gleich zu setzen und entsteht aus der Sphäre, wie noch genauer auszuführen sein wird. Ihm würde dann jedenfalls auch die entsprechende Function wie dem Spitzenstück zukommen. Schwer zu verstehen ist die noch zu erwähnende Kopfkappe. Ob der vordere Abschnitt des Kopfes bei allen Säugethierspermatozoen homolog ist, wie man vermuthen möchte, und wie es nach vielen Abbildungen der Autoren scheint, vermögen wir nicht zu entscheiden. Dazu gehört jedenfalls eine Kenntniss der spermatogenetischen Vorgänge, da z. B. die in Form und Grösse so abweichenden Bildungen wie das noch zu erwähnende „Hakenstäbchen" der Rattenspermatozoen und der vordere Kopfabschnitt der Spermatozoen des Meerschweinchens gleichen Ursprungs und somit homologe Gebilde sein sollen (von Lenhossek 1898).

Nach der oben gegebenen Darstellung würde der Kopf der Säugethierspermatozoen aus drei Theilen, dem Vorderstück, dem Hinterstück und dem Innenkörper, bestehen; doch kommt zu diesen noch ein vierter Bestandtheil, nämlich die sog. Kopfkappe, hinzu. Kappenartig sitzt dem vorderen Abschnitt des Kopfes und oft den grössten Theil desselben überdeckend ein dünnwandiges Gebilde auf (Fig. 226 *A*, *B* u. *E*), welches man schon länger kennt (Valentin 1863), jedoch vielfach für einen hinfälligen, noch von der Spermatogenese herrührenden Bestandtheil des Spermatozoenkopfes angesehen hat

(A. v. Brunn 1884). Nach Ballowitz' Befunden ist die Kopfkappe entschieden ein bleibender Bestandtheil des Kopfes, welche Auffassung übrigens auch mit dem Ergebniss der Untersuchungen von Fürst und Jensen (1887) übereinstimmt. Von dem letztgenannten Forscher ist die Kopfkappe an den schon früher erwähnten, eigenartig geformten Spermatozoenköpfen der Ratte gesehen und genau beschrieben worden. Sie reicht hier in Form einer äusserst zarten Hülle vom Vorderende des hakenförmig gebogenen Kopfes bis fast zum Hinterrande (Fig. 226 *A*). Mit ihr in Verbindung steht das noch zu erwähnende Hakenstäbchen.

Die durch Valentin bekannt gewordene Querbänderung des Kopfes der Säugethierspermatozoen (die Valentin'schen Streifen) finden ihre Erklärung in der geschilderten Zusammensetzung des Kopfes aus mehreren Theilen, indem die Grenzen dieser Parthien jenen Querlinien entsprechen. Uebrigens kann der Hinterrand der Kopfkappe gleichzeitig die Grenze zwischen dem vorderen und dem hinteren Kopfabschnitt bilden. Ihre Erstreckung nach hinten scheint bei den einzelnen Spermatozoen recht zu differiren.

Es ist nicht ausgeschlossen, dass die eine oder andere der hier beschriebenen Differenzirungen des Spermatozoenkopfes, z. B. die recht complicirte Bildung desselben bei den Säugethieren auf optischen Erscheinungen oder andersartigen Täuschungen beruht, wie dies auch von den Autoren verschiedentlich zum Ausdruck gebracht worden ist.

Schon aus theoretischen Gründen muss es als wahrscheinlich angesehen werden, dass der grösstentheils aus dem Zellkern hervorgegangene Spermatozoenkopf noch von einer, wenn auch nur sehr dünnen Protoplasmaschicht umgeben sein muss. Thatsächlich hat man bei den reifen Spermatozoen mehrfach eine Rindenschicht am Kopf zu erkennen geglaubt oder wirklich nachgewiesen (Jensen, Ballowitz), die man von der einen Seite als Kernmembran, von der anderen wohl richtiger als eine äusserst dünne Lage von Cytoplasma gedeutet hat. Die Vermuthung liegt nahe, dass die am Kopf auftretenden Differenzirungen, wie z. B. der von den Vögeln beschriebene Spiralsaum oder die Kopfkappe der Säugethierspermatozoen, cytoplasmatischen Ursprungs sind. In so fern dieselben nicht dem eigentlichen Kopfabschnitt angehören, sondern als Spitzenstück vor demselben liegen, sind sie so wie so als cytoplasmatischer Natur anzusehen, so dass jene den nucleären Kopftheil umgebende feinste Cytoplasmazone sich bei der grösseren Zahl der Spermatozoen nach vorn hin in eine wieder umfangreichere Differenzirung des Cytoplasmas fortsetzen würde.

Die Färbbarkeit des Spermatozoenkopfes ist, entsprechend seinem nucleären Ursprung, eine ausserordentlich grosse; das Chromatin findet sich in ihm offenbar in sehr concentrirter Form. Gegen den Kopf und speciell die vom Kern gelieferten hauptsächlichen Parthien desselben treten die übrigen Bestandtheile des Spermatozoons im Färbungsvermögen sehr zurück. Auch pflegen sich die beiderlei Bestandtheile in so fern verschieden zu verhalten, als die Hauptparthien des Kopfes entsprechend ihrer Zusammensetzung aus Kernsubstanz

durch grüne und blaue Farbstoffe (Methylgrün, Anilinblau), die cytoplasmatischen Theile durch rothe Farbstoffe (Säurefuchsin, Eosin, Carmin) gefärbt werden. Man hat hierauf besonders bei den abweichend gestalteten Samenkörpern der Dekapoden, Nematoden und Prosobranchier (p. 445 ff.) Gewicht gelegt, um mittelst der Färbung die den typischen Spermatozoen entsprechenden Theile (Kopf, Spitzenstück, Mittelstück, Schwanz etc.) herauszufinden. Hierbei allein die Färbung in Betracht zu ziehen ist freilich gewagt, da nachgewiesener Weise auch das Chromatin ein und derselben Kerne in verschiedenen Zuständen eine differente Färbung zeigen und sowohl Farbstoffe der blauen wie auch der rothen Reihe in sich aufnehmen kann.

Wir möchten bei dieser Gelegenheit auch den Gegensatz erwähnen, welchen man bezüglich des Färbungsvermögens zwischen männlichen und weiblichen Geschlechtszellen feststellen zu können glaubte, und welcher darin bestand, dass das Chromatin der ersteren grössere Verwandtschaft zu den Farbstoffen der blauen Reihe zeigen solle, während das der weiblichen Zellen diejenigen der rothen Reihe aufnehme. Besonders auffällig ist dieses Verhalten in den Zwitterdrüsen der Gastropoden und Lamellibranchiaten, bei denen die so verschiedenartig gefärbten Kerne dicht neben einander liegen. Nachdem J. RYDER diese Thatsache für die Zwitterdrüse von Ostrea festgestellt hatte, führte vor Allem AUERBACH die Theorie vom cyanophilen und erythrophilen Verhalten der beiderlei Geschlechtskerne weiter aus, ohne derselben indessen weitere Geltung verschaffen zu können. Im Gegentheil konnte für verschiedene Objecte gezeigt werden, dass sich das Chromatin des männlichen Kerns sowohl cyanophil wie erythrophil erweist (so bei Asterias nach G. W. FIELD), oder dass es zu verschiedenen Zeiten nach einander die blaue oder rothe Färbung anzunehmen vermag (so im unreifen und reifen Spermatozoenkopf des Salamanders nach F. HERMANN oder die Chromosome im Eikern von Ascaris während der Befruchtung und zur Zeit der Richtungskörperbildung nach LUKJANOW).

Die cyanophile und erythrophile Färbung bringt zweifellos einen, sei es nun chemischen oder structurellen Unterschied der männlichen und weiblichen Geschlechtskerne zum Ausdruck, aber es ist keinesfalls möglich, in so weit gehender Weise, wie man es angenommen hatte, durch diese Färbung den Unterschied der chromatischen Substanzen der beiderlei Geschlechtskerne festzustellen.

2. Das Spitzenstück.

Bei Besprechung der Gestalt und Structur des Kopfes hatten wir schon wiederholt jener Differenzirung an seinem Vorderende zu gedenken, welche man als Spitzenstück bezeichnet, und von der man im Allgemeinen annimmt, dass sie cytoplasmatischen Ursprungs, also von dem übrigen Kopf genetisch verschieden ist. Da ihre Entstehung jedoch in vielen Fällen unbekannt und der Zusammenhang mit dem nucleären Kopftheil ein sehr inniger ist, so sahen wir uns vielfach genöthigt, sie bereits in Verbindung mit dem eigentlichen Kopf zu behandeln. Auch dass diesem vordersten Ende des Spermatozoenkopfes hauptsächlich mechanische Function zugeschrieben wird, wurde bereits erwähnt.

Bei manchen Spermatozoen, wie z. B. bei denen der Selachier, erscheint das Spitzenstück als directe Fortsetzung des Kopfes und hebt sich erst bei der Einwirkung von Reagentien und Farbstoffen von diesem ab (Fig. 238 *A* u. *B* p. 417). Diesem Verhalten nicht unähnlich erscheint dasjenige des Spitzenstücks mancher Vogelspermatozoen, indem hier der Spiralsaum des Vorderstücks direct in die feine Spitze des Kopfes übergeht (Fig. 228).

Wie schon früher (p. 405) erwähnt wurde, hat man auch das sog. Vorderstück der betr. Vogelspermatozoen auf den Kern zurückgeführt, obwohl es sich wesentlich abweichend von dem hinteren, zweifellos nucleären Kopfabschnitt verhält. Sollte das Vorderstück dagegen selbst nicht nucleären, sondern cytoplasmatischen Ursprungs sein, so müsste man es natürlich dem Spitzenstück gleichstellen, und jener directe Uebergang in die äusserste Spitze würde dann nur als selbstverständlich erscheinen. Gegen eine solche Auffassung schien zunächst die bedeutende Ausdehnung zu sprechen, welche dann das Spitzenstück gegenüber dem eigentlichen Kopf bei einigen Vogelspermatozoen erlangen würde (Fig. 228 *E* und *F*), doch ist hierbei in Betracht zu ziehen, dass es auch bei anderen Samenfäden, z. B. denen der Säugethiere, recht umfangreich werden kann (Fig. 232 *A*).

Die Spermatozoen anderer Vögel, und zwar die mit nicht gewundenem Kopf, zeigen ein deutlich abgesetztes Spitzenstück (Fig. 227). Ein solches findet sich auch bei vielen anderen Spermatozoen; wir erwähnen nur beispielsweise von den Wirbelthieren die Reptilien (Fig. 227 *A*), von den Wirbellosen die Medusen und Insecten (Fig. 225 *A*, 234 u. 235). Man pflegt es dann, wenn es eine so zugespitzte Form hat, als Spiess zu bezeichnen.

Besonders klar konnte Ballowitz das Spitzenstück durch Präparation bei den Amphibien darstellen. Bei Triton z. B. ist das Spitzenstück ziemlich lang und mit einem Widerhaken versehen (Fig. 233 *A*); es erscheint eigenthümlich starr und recht widerstandsfähig; offenbar besteht es aus anderer Substanz und weist andere Structurverhältnisse auf als der Kopf; denn bei geeigneter Maceration bröckelt von der starren Spitze ein dünner Mantel und mit ihm auch der Widerhaken ab, so dass aus dem Kopf nur noch eine dünne, nadelförmige Spitze vorragt (Fig. 233 *B*). Wirkt die Maceration längere Zeit, so löst sich der Kopf von hinten nach vorn auf, und vom ganzen Spermatozoon bleibt schliesslich nur der Spiess übrig. Dieser braucht übrigens nicht nur aus dem eigentlichen Spitzenstück zu bestehen, sondern kann sich als ein zarter Faden noch weit am Kopf hin fortsetzen (Fig. 233 *B*), und bei der Maceration bleibt thatsächlich ein Faden ungefähr von der Länge des Kopfes an dem eigentlichen Spiess erhalten.

Dieser lange, fadenförmige Fortsatz des Spitzenstücks, der übrigens am intacten Spermatozoenkopf nur unvollständig zu erkennen ist, legt sich der äusseren Begrenzung desselben dicht an, ein Beweis dafür, dass er der Rindenschicht angehört und somit als Differenzirung des Cytoplasmas anzusehen ist. Noch mehr gilt dies für den Mantel des Spitzenstücks mit seinem Widerhaken. Thatsächlich erweisen die neueren spermatogenetischen Untersuchungen zweifellos den cytoplasmatischen Ursprung des Spitzenstücks der Amphibienspermatozoen (Fig. 299—304, p. 498 ff.).

Eine gewisse Uebereinstimmung mit diesen Differenzirungen am Vorderende des Kopfes zeigt das sog. Hakenstäbchen der Spermato-

zoen, wie es bei den Säugethieren und speciell bei der Ratte auftritt (Fig. 226 *A* u. *B*). Das Hakenstäbchen stellt wohl nur einen Theil des Spitzenstückes dar; das Spitzenstück in seiner Gesammtheit kann bei den Säugethierspermatozoen sehr umfangreich werden und eine eigenartige Form annehmen, wie bereits früher (p. 406) gezeigt wurde. Welche Vortheile die starke schaufelförmige Verbreiterung, die offenbar mit der Ausbildung einer schneidenartigen Kante am Vorderende und mit einer weitgehenden Umgestaltung des Kopfes im Zusammenhang steht (Fig. 226 u. 232), für die Function der Spermatozoen bietet, ist schwer zu sagen, wie man überhaupt die Art der Fortbewegung und den Vorgang des Eindringens in das Ei erst genauer kennen müsste, um die sehr verschiedenartige Gestalt des Spermatozoenkopfes und besonders des Spitzenstücks besser zu verstehen und in Einklang mit ihrer Function zu bringen.

Auch bei den Säugethieren hat der cytoplasmatische Ursprung des Spitzenstücks mit Sicherheit nachgewiesen werden können (Fig. 306 bis 308, p. 509), wenn auch im Einzelnen gewisse Differenzen zwischen den Autoren bestehen und die definitive Ausbildung des Spitzenstücks noch nicht klar genug festzustellen war. Es ergibt sich daraus die Gleichwerthigkeit der hier als Spitzenstück bezeichneten Theile der Spermatozoen wenigstens für die beiden genannten Abtheilungen der Wirbelthiere (Amphibien und Säugethiere), und es darf mit einem ziemlich grossen Grad von Wahrscheinlichkeit hinzugefügt werden, dass sich auch die

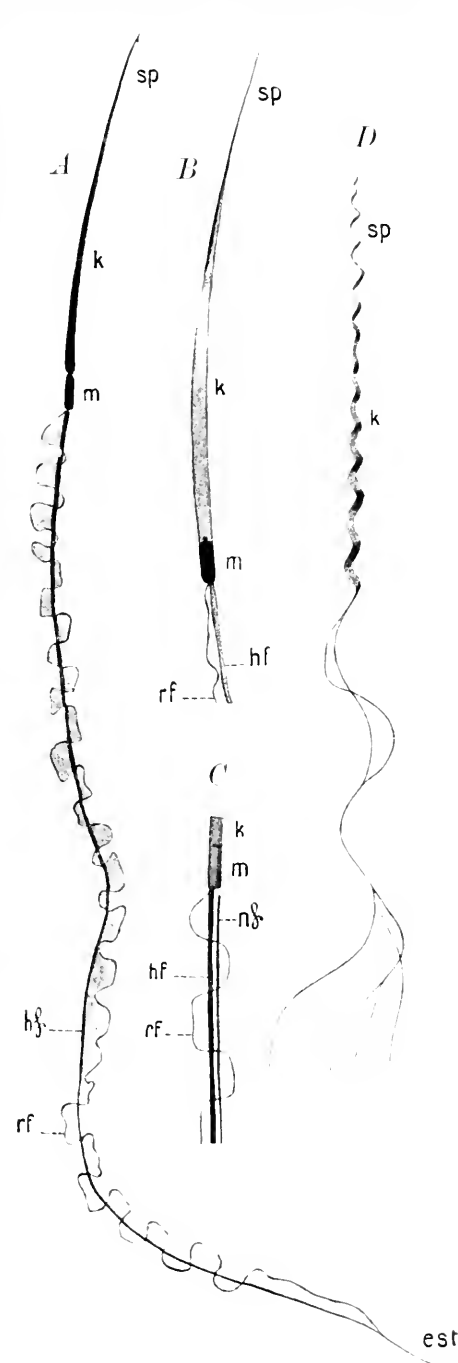


Fig. 233. Spermatozoen *A* von Triton marmoratus, *B* vorderes Stück von Tr. taeniatus, *C* folgendes Stück von Tr. helveticus, *D* von Pelobates fuscus (nach Maceration, Schwanz in Fibrillen zerfallen) nach E. Ballowitz.

est Endstück, *hf* Hauptfaser, *k* Kopf, *m* Mittelstück, *nf* Nebenfaser, *rf* Randfaden, *sp* Spitzenstück.

übrigen entsprechend verhalten. Wir haben es vermieden, von Lenhossek's treffende Bezeichnung „Akrosoma" für das Spitzenstück zu verwenden, da dieselbe zunächst nur für einen bestimmten Fall, nämlich für das Hakenstäbchen der Ratte, gebraucht ward, sodann aber auch für das Spitzenstück der Spermatozoen des Meerschweinchens Verwendung fand. Sollte sich eine thatsächliche Gleichwerthigkeit dieser verschieden gestalteten Gebilde ergeben, so würde sich die Bezeichnung „Akrosoma" für sie sehr empfehlen.

Sehr verbreitet findet sich das Spitzenstück bei den Insecten und zwar ist es bei ihnen meist sehr deutlich ausgeprägt, so dass es sich bei den Spermatozoen mancher Insecten bereits im Leben erkennen lässt. An den schmal cylindrischen bis pfriemenförmigen Köpfen der Insectenspermatozoen setzt sich die feine nadel- oder haarförmige Spitze deutlich ab: Ballowitz hat es bei keiner der von ihm untersuchten Arten vermisst. An gefärbten Präparaten zeichnet es sich meistens schon durch sein stärkeres Färbungsvermögen bezw. dadurch aus, dass es die Farbe länger festhält. In seiner Gestalt kann es in so fern etwas differiren, als es am freien Ende knopfförmig verdickt, leicht umgebogen oder sogar mit einem feinen Widerhaken ausgestattet sein kann. Diese Bildungen scheinen aber ziemlich hinfälliger Natur zu sein und verhalten sich ähnlich, wie dies bereits für die Amphibien dargestellt wurde. Durch Maceration konnte Ballowitz ein inneres Stiftchen von einem zarten Mantel isoliren, welcher durch den Macerationsprocess zum Abfallen gebracht wird. Bei Copris vermochte er direct zu beobachten, wie sich die Hülle kappenartig von diesem Stift abhob. Letzterer setzt sich in die Hauptmasse des Spermatozoenkopfes fort, denn auch an diesem lässt sich eine centrale Parthie von einer Rindenschicht unterscheiden.

Nach der Analogie mit dem Verhalten anderer Spermatozoen, sowie auch nach gewissen Befunden der Spermatogenese darf man voraussetzen, dass der Spiess der Insectenspermatozoen cytoplasmatischen Ursprungs ist und, wenn eine Fortsetzung in den Kopf vorhanden wäre, diese in dessen Rindenschicht hinein erfolgte. Nach Ballowitz ist dies aber nicht der Fall, sondern das Spitzenstück steht vielmehr mit dem Epitheil des Kopfes in Verbindung, an welchen sich hinten die Geissel ansetzt. Ein scharf conturirter, peripher am Kopf gelegener Faden, welcher bei Copris vorkommt (Fig. 229 *C*), erinnert zunächst an den ebenfalls peripher am Kopf der Amphibienspermatozoen liegenden Faden (Fig. 233 *B*), jedoch kann ihm in Folge der mangelnden Verbindung mit dem Spitzenstück nicht die gleiche Bedeutung zugeschrieben werden. Dagegen muss man ihn wohl ebenfalls als eine Differenzirung der Rindenschicht, also jedenfalls des Cytoplasmas auffassen und muss weiterhin annehmen, dass das mit dem Haupttheil des Spermatozoenkopfes in Verbindung stehende Centralstäbchen entweder nucleären Ursprungs oder in Wirklichkeit doch von der centralen Parthie des Kopfes unterschieden ist, welche letztere Annahme jedenfalls die grössere Wahrscheinlichkeit für sich hat. Diese und andere Verhältnisse im Bau der Spermatozoen weisen mit Entschiedenheit darauf hin, dass bei einem Vergleich der einzelnen Parthien verschiedener Spermatozoenarten grosse Vorsicht geboten ist, worauf übrigens schon von verschiedenen Seiten hingewiesen wurde. Sehr ähnliche und einander beim ersten Anschein völlig entsprechende Einrichtungen können jedenfalls auch hier unabhängig von einander ent-

standen sein. Wir werden später bei Betrachtung der Spermatogenese (p. 518. 523 u. 528) auf diese Dinge noch zurück zu kommen haben.

Wenn das Spitzenstück die Form einer Nadel hat, wie wir dies verschiedentlich kennen lernten, so ist seine Function, nämlich das Erleichtern des Eindringens, ohne Weiteres verständlich: schwieriger dagegen ist seine Bedeutung zu verstehen, wenn es knopfförmig gestaltet ist. Das im Uebrigen stäbchenförmige Spitzenstück zeigt bei manchen Insecten ganz vorn eine kuglige Verdickung (Copris, Chrysomela: Fig. 229 *C*); bei Periplaneta orientalis weist der nadelförmige Spiess einen zarten Aufsatz von blättchenartiger Beschaffenheit und fast kreisrunder Gestalt auf, welcher zunächst den Eindruck hervorruft, als ob er hinfälliger Natur und als Rückstand von der Spermatogenese her am Spermatozoon verblieben sei, allem Anschein nach jedoch regelmässig am Spermatozoon vorhanden und somit ein bleibender Bestandtheil desselben ist. Eine knopfförmige Anschwellung kann die vorderste Spitze des Kopfes auch bei den Amphibien besitzen. An den Spermatozoen mancher Vögel (von Larus z. B.) ist das Spitzenstück überhaupt nur durch ein kugliges Knöpfchen vertreten, welches im Leben als ein dunkler, stark lichtbrechender Punkt erscheint (Fig. 227 *B*). Aehnlich verhalten sich die Samenfäden von Sepia (Fig. 240 p. 422).

An den Spermatozoen vieler Thiere zeigt sich das Spitzenstück nur sehr wenig ausgebildet und gibt sich nur als ein kleines, unscheinbares Spitzchen zu erkennen, so z. B. an dem walzenförmigen, vorn gewölbten Kopf der Spermatozoen des Störs (Fig. 239 *A*). Den Spermatozoen mancher anderer Thiere fehlt das Spitzenstück gänzlich, wie dies z. B. bei den Knochenfischen der Fall ist (Fig. 239 *B*—*G*) und allem Anschein nach auch bei den ihnen in Kopfform und Bewegung sehr ähnlichen Spermatozoen der Echinodermen, soweit sie wenigstens darauf hin untersucht wurden (Fig. 231).

3. Schwanzfaden oder Geissel.

Der sog. Schwanz der Spermatozoen stellt sich im einfachsten Fall als ein sehr dünner Faden dar, der aber dennoch in so fern eine Differenzirung erkennen lässt, als an ihm ein zumeist recht langes Hauptstück und ein kürzeres und noch feineres Endstück zu erkennen ist (Fig. 225—227). Trotz der grossen Feinheit der Geissel zeigt sich dieselbe aber doch aus einer Anzahl von Fäden zusammengesetzt, die freilich ohne Weiteres nicht wahrzunehmen, wohl aber durch Maceration darzustellen sind (Ballowitz, Jensen). Man hat auf diese fibrilläre Structur des Schwanzfadens mit Recht ein grosses Gewicht gelegt und im Vergleich mit anderen Elementen des thierischen Körpers (besonders den Muskeln), welche einen ähnlichen Bau zeigen, den Sitz der Contractilität in diesen Fibrillen gesucht. Die sie verbindende Zwischensubstanz tritt in den Fällen, in welchen es sich um eine ausserordentlich grosse Feinheit der Geissel handelt, sehr zurück. Solche Spermatozoen finden sich in allen Abtheilungen des Thierreichs und sind speciell an Medusen, Echinodermen, Insecten, Mollusken, Tunicaten wie auch Wirbelthieren u. a. untersucht worden. Ihre Geissel besteht aus dem „Axenfaden“ und einer ebenfalls sehr zarten Umhüllung protoplasmatischer Substanz. Letztere wird noch dünner oder schwindet auch wohl fast ganz am freien Ende der Geissel, so dass der Axen-

faden hier als das gegen den übrigen Schwanz sich absetzende „Endstück" hervortritt. Bei geeigneter Behandlung löst sich die Umhüllungsschicht vom Axenfaden ab, und dieser zerfällt in eine bei den verschiedenartigen Spermatozoen wechselnde Anzahl feinster Fäden (Fig. 229, 235 bis 237). Es ist characteristisch, dass in vielen Fällen zunächst eine Zerlegung des Axenfadens in zwei Fasern eintritt, die dann weiterhin in eine grössere Zahl feiner Fibrillen zerfallen. Ballowitz konnte dieses Verhalten bei vielen Wirbelthieren, unter anderen bei den Spermatozoen der Vögel und Säugethiere nachweisen.

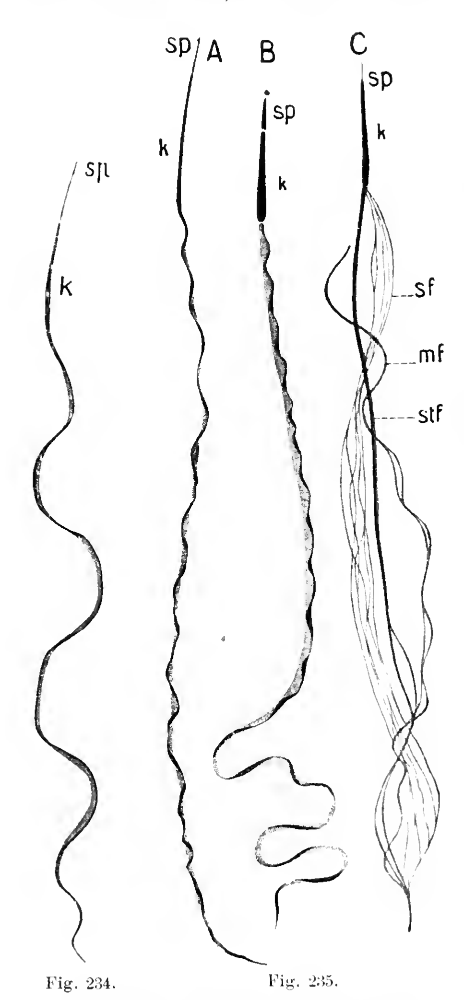


Fig. 234. Fig. 235.

Fig. 234. Spermatozoon von Hydrophilus piceus (nach E. Ballowitz). Geissel bandförmig. *k* Kopf, *sp* Spitzenstück.

Fig. 235. Spermatozoen. *A* von Hylobius abietis, *B* und *C* von Copris lunaris (nach E. Ballowitz). *C* nach Maceration mit Kochsalzlösung. *k* Kopf, *mf* Mittelfaser, *sf* Saumfaser, *stf* Stützfaser, *sp* Spitzenstück (in *B* mit Spitzenknopf).

Die beschriebene einfache Gestaltung des Schwanzfadens wird von anderen Spermatozoen aufgegeben, und zwar können die an ihm auftretenden Differenzirungen ziemlich verschiedenartiger Natur sein. Am constantesten erweist sich dabei jedenfalls der Axenfaden. An ihm kann nach der einen Seite hin eine Verbreiterung in Form eines dünnen Flossensaumes auftreten (Fig. 234, 235 u. 239 *B* u. *C*), der dicht hinter dem Mittelstück beginnt, sich nach hinten verbreitet, gegen das hintere Ende wieder schmäler wird und das Endstück freilässt (Fig. 239). Dadurch wird die Geissel zu einem sehr wirksamen Ruder. Dieser Flossensaum erinnert an die ganz entsprechende Einrichtung, die sich bei Flagellaten (z. B. bei Trachelomonas nach Plenge) findet und die Geissel ebenfalls aus dem Axenfaden und diesem Plasmasaum bestehend zeigt. Es ist dies wegen des früher gezogenen Vergleichs zwischen Spermatozoen und Flagellaten, bezw. den Schwärmern der Protozoen erwähnenswerth (vgl. p. 398).

Etwas abweichend gestaltet sich das Bild, wenn der Schwanzsaum sich wellenförmig biegt, wie dies ebenfalls häufig, z. B. bei den Spermatozoen der Amphibien, der Fall ist (Fig. 233). Hier kommt freilich noch eine weitere Eigenthümlichkeit hinzu, indem der Rand

des undulirenden Saumes fadenförmig verdickt erscheint (Fig 233 *A*). (BALLOWITZ bezeichnet den gestreckten dicken Faden als den Hauptfaden und vergleicht ihn mit dem Axenfaden anderer Spermatozoen, obwohl er eine Zusammensetzung aus Fibrillen nicht erkennen lässt, während diese an dem Randfaden deutlich nachweisbar ist. Dementsprechend wird denn auch bei den so gebauten Spermatozoen dem Randfaden Contractilität zugeschrieben, und hier würde es somit der undulirende Saum sein, von welchem die Bewegung der Spermatozoen veranlasst wird.

Eine weitere Complication im Bau dieser Samenfäden ist dadurch gegeben, dass an dem Hauptfaden ein stark lichtbrechender Axenfaden nachgewiesen werden kann, der von einer Hülle umgeben ist. An der letzteren kann eine Querstreifung hervortreten, die möglicher Weise der Ausdruck einer spiraligen Structur ist. Diese Verhältnisse erinnern sehr an die weiter unten vom Mittelstück zu schildernden, und die Uebereinstimmung wird noch dadurch verstärkt, dass der protoplasmatische Mantel des Axenfadens durch Maceration zum Abbröckeln gebracht werden kann.

Dicht an dem Hauptfaden und parallel mit ihm verlaufend kann noch ein sog. Nebenfaden auftreten.

Die Zusammensetzung der Geissel aus Fäden tritt bei den Insecten recht deutlich hervor. Die Spermatozoen der Insecten können ziemlich verschiedenartig gebildet sein. Zumeist besitzen sie einen langen, pfriemenförmig gestalteten Kopf und einen langen Schwanzfaden. An diesem kann besonders bei den Coleopteren nicht unähnlich dem Verhalten, welches wir von den Amphibien kennen lernten, ein undulirender Saum vorhanden sein, der zunächst den Eindruck einer Spiralbildung hervorruft, jedoch in Wirklichkeit keine solche darstellt (Fig. 234, 235). Die genauere Untersuchung ergibt, dass die Geissel aus einem ziemlich starren, gerade gestreckten Faden, der sog. Stützfaser, und einem mit geradem Rand an sie angehefteten Saum besteht, dessen freier Rand krausenartig gewunden sein kann (Fig. 229, 236). Während die Stützfaser niemals eine Zusammensetzung aus Fibrillen erkennen lässt, zerfällt der undulirende Saum bei geeigneter Behandlung zunächst in zwei Fasern (Fig. 229, 236), von denen die eine dem freien Rand des Krausensaums entspricht, die andere als

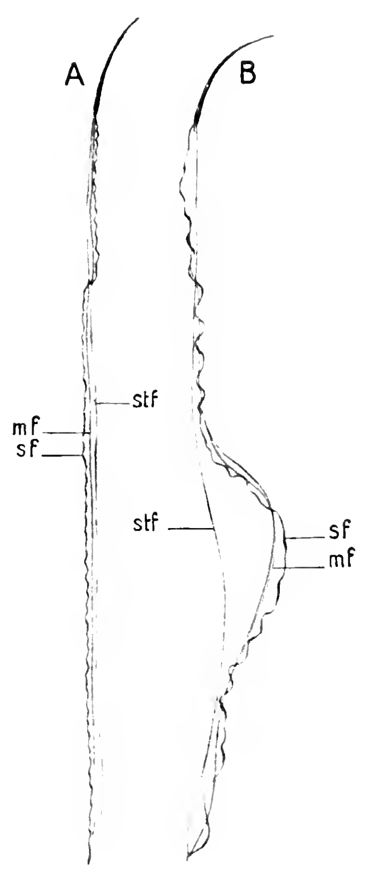


Fig. 236. Spermatozoen von Otiorhynchus laevigatus nach Maceration in Kochsalzlösung (nach E. BALLOWITZ).

mf Mittelfaser, *sf* Saumfaser, *stf* Stützfaser.

sog. Mittelfaser zwischen ihm und der Stützfaser liegt. Weiterhin kann auch die Mittelfaser noch in einige Fäden zerlegt werden, und die Randfaser zerfällt in eine grössere oder kleinere Anzahl von Fibrillen (Fig. 229, 235, 236). Es ist also auch hier, ähnlich wie bei den Amphibien, die fibrilläre Structur und damit die Contractilität an den Randsaum und nicht an die eigentliche Hauptfaser gebunden.

Der Randsaum, wie er sich an den Samenfäden der Käfer findet, kommt durchaus nicht allen Spermatozoen der Insecten zu; im Gegentheil erweisen sich die meisten einfacher gestaltet, zeigen aber nichtsdestoweniger jenen Zerfall der Geissel in einzelne Fasern. Schon unter den Käfern finden sich sehr viele, bei denen der undulirende Saum zurücktritt, oder die gar keinen solchen besitzen. Das Spermatozoon erscheint dann als schmaler, bandförmiger Faden mit mehr oder weniger deutlich abgesetztem, pfriemenförmigem Kopf (Fig. 234). Auch in diesen Fällen lässt sich die Geissel in die drei Fasern zerlegen; hier ist es nun von Interesse, dass die Stützfaser in manchen Fällen ihre mehr starre Consistenz und ihren homogenen Bau beibehält, während sie bei anderen Spermatozoen ebenso wie die Rand- und Mittelfaser einen Zerfall in mehrere Fäden und feine Fibrillen aufweist. Zwischen diesem Verhalten, dass einzelne Theile der Geissel der Contractilität entbehren, und demjenigen, dass sämmtliche Fasern contractil werden, liessen sich die einzelnen Uebergänge nachweisen (BALLOWITZ).

Fig. 237. Spermatozoen *A* von Gryllotalpa vulgaris, *B* von Gryllus vulgaris, das Endstück (*est*) durch Maceration mit Kochsalzlösung in Fibrillen von verschiedener Stärke zerfallen (nach K. BALLOWITZ).
k Kopf. *m* Andeutung des Mittelstücks.

Ausser den drei genannten Fasern tritt bei denjenigen Coleopteren, welche eine eigentliche Stützfaser besitzen, auch noch eine sehr characteristische, von BALLOWITZ als

„Wimpelfaser“ bezeichnete, verhältnissmässig kurze Faser auf, welche dem Kopf direct ansitzt.

Es war bei dem Zerfall der Geissel in stärkere Fasern und feine Fibrillen noch nicht von dem **Endstück** des Schwanzfadens die Rede. Da dasselbe, wie oben erwähnt, vom Axenfaden gebildet wird und dieser einen fädigen Zerfall zeigt, so ist es begreiflich, dass ein solcher auch am Endstück zu beobachten sein wird, wie dies z. B. bei den Säugethierspermatozoen der Fall ist. Ganz ähnlich verhalten sich auch die Spermatozoen der Insecten, wenn sie ein Endstück aufweisen, was selten der Fall zu sein scheint. Bei den Orthopteren (Gryllus, Gryllotalpa, Fig. 237) zeigt das aussergewöhnlich lange Endstück einen besonders deutlichen fibrillären Bau.

Recht verbreitet ist eine spiralige Bildung des Schwanzfadens, die dadurch zu Stande kommen kann, dass sich um den Axenfaden ein schmaler, fadenartiger Saum spiralig herumwindet, wie dies z. B. bei den Spermatozoen der Singvögel der Fall ist (Fig. 228). Es scheint, dass der spiralig gewundene Faden durch eine zarte Plasmabrücke mit dem Axenfaden verbunden ist, denn wenn diese auf natürlichem oder künstlichem Wege durch Maceration verloren geht, so schnurrt der offenbar sehr elastische Spiralfaden zusammen. Auffällig ist es, dass sich solche vom Spermatozoon abgelöste Spiralen häufig frei im Sperma des Samenleiters vorfinden. Der Axenfaden ist auch hier fibrillär gebaut und lässt sich zunächst in zwei und durch weitere fortgesetzte Maceration in zahlreiche zarte Fasern zerlegen.

Unter Umständen erfährt diese Structur eine eigenthümliche Ausgestaltung dadurch, dass die den Axenfaden umgebende Schicht verhältnissmässig dicht wird und die Spiraltouren nicht mehr deutlich hervortreten, wie man dies bei den Spermatozoen von Columba antrifft (Fig. 227 *D*). Anstatt der Spiralwindung lässt sich hier nur eine Querstreifung feststellen, die aber wohl der Ausdruck einer solchen ist. Der Zerfall des Axenfadens in Fibrillen liess sich auch an diesem Object beobachten.

War bisher von einem gerade gestreckten Axenfaden die Rede, um welchen sich ein Spiralfaden windet, so kann eine weitere Modification auch in so fern eintreten, als zwei Fäden vorhanden sind, die sich in Spiraltouren um einander herum winden, welches Verhalten

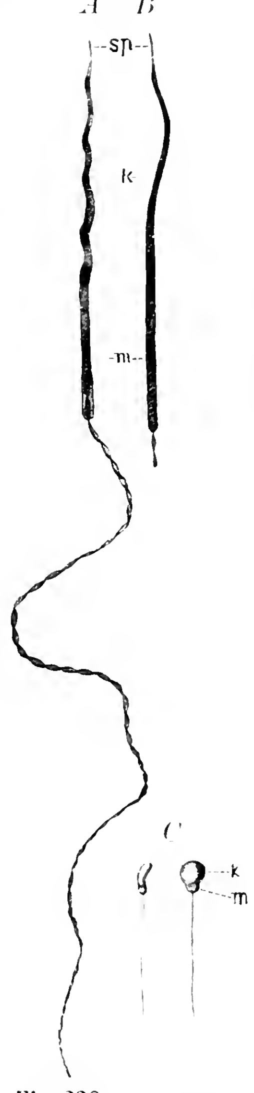


Fig. 238. Spermatozoen *A* von Raja clavata, mit Osmiumsäure behandelt, *B* dasselbe nach Maceration und Färbung, *C* von Zoarces viviparus (in seitlicher Ansicht und von der Fläche gesehen, die Geissel nur zum Theil gezeichnet). *k* Kopf, *m* Mittelstück, *sp* Spitzenstück.

bei Raja angetroffen wird und ein sehr eigenartiges Bild einer Spermatozoengeissel bietet (Fig. 238). Nach der von BALLOWITZ gegebenen Darstellung kann nämlich nicht von einem Axen- und Randfaden die Rede sein, sondern beide Fäden seien als gleichwerthig anzusehen und zeigen jedenfalls auch beide den Zerfall in Fibrillen. BALLOWITZ möchte sie den beiden Faserbündeln gleich setzen, die er beim Zerfall des Axenfadens anderer Spermatozoen beobachtete, doch liegen diese stets parallel neben einander und sind nie spiralig um einander gedreht.

Wie die Zusammensetzung so kann auch die Länge der Geissel eine sehr verschiedene sein. In den meisten Fällen ist die Geissel erheblich länger als der Kopf (Fig. 225—228), doch kann sie ausnahmsweise gegenüber dem umfangreichen Kopf sehr zurücktreten, wie dies z. B. bei den Spinnen vorkommt; in anderen Fällen wieder, so bei manchen Insecten, erreicht die Geissel eine ganz bedeutende Länge (Fig. 237). Wie die mitgetheilten Abbildungen (Fig. 226 u. 227, 229, 234, 237, 238 u. 239) zeigen, kann die Länge der Geissel ebenso wie die ganze Gestalt der Spermatozoen selbst bei verhältnissmässig nahe stehenden Thieren eine recht verschiedene sein; um nur einen Fall anzuführen, weisen wir auf das Verhalten der Vögel hin, von denen Lanius collurio z. B. eine den Kopf ungefähr nur zweimal an Länge übertreffende, zarte und dünne Geissel besitzt (Fig. 228 *G*), während dieselbe bei anderen, ziemlich nahe verwandten Arten sehr lang und mit einem Spiralsaum versehen ist.

Von den ausserordentlich langen Spermatozoen, wie sie bei einigen Crustaceen, besonders bei den Ostracoden, vorkommen, wird in anderer Verbindung (p. 452) noch die Rede sein.

4. Die Verbindung von Kopf und Schwanz: Mittelstück, Endknöpfchen und Hals der Spermatozoen.

Die Verbindung des Schwanzfadens mit dem Kopf ist sowohl wegen der Mechanik der Bewegung und des Eindringens in das Ei wie auch besonders wegen des Abwerfens der Geissel von Bedeutung. Um sie zu vermitteln, tritt bei den Spermatozoen der allermeisten Thiere zwischen dem Kopf und der eigentlichen Geissel das sog. Verbindungs- oder Mittelstück auf (Fig. 225 p. 399). Wo es als ein besonders ausgebildeter und deutlich wahrnehmbarer Abschnitt fehlt, wie dies von den Samenfäden der Insecten angegeben wird, soll die Geissel direct mit dem Kopf in Verbindung treten. Es scheint, dass zu diesem Zweck am Hinterende des Kopfes grübchenförmige oder falzartige Einsenkungen vorhanden sind, in welche sich das in Form eines Stiftchens zugespitzte oder aber auch knopfförmig verdickte Ende einer Faser hineinlegt. In anderen Fällen scheint auch eine blosse Verkittung des vorderen Geisselendes mit dem Kopf durch eine Zwischensubstanz stattzufinden. Speciell bei den Insecten sind die früher beschriebenen einzelnen Fasern verschieden fest mit dem Kopf verbunden; während die eine, z. B. die Mittelfaser, sich leicht loslöst, kann die Stützfaser schon fester haften und noch mehr die Randfaser. Bei den schon früher erwähnten, durch die sehr eigenthümliche Kopfform ausgezeichneten Spermatozoen von Calathus (Fig. 229) schien es BALLOWITZ, als ob die Geissel direct in den Kopf hinein dringe und das Mittelstäbchen desselben bilde, aber

im Allgemeinen kann es als ganz sicher betrachtet werden, dass eine solche Fortsetzung der Geissel in den Kopf nicht vorhanden ist, da sich die letztere zumeist leicht vom Kopf abtrennen lässt.

Bezüglich des auf Grund der Untersuchungen an reifen Spermatozoen angegebenen Fehlens eines Mittelstückes muss hinzugefügt werden, dass die Prüfung der Spermatogenese der betreffenden Formen ein diesem Bestandtheil der Samenfäden entsprechendes Gebilde jedenfalls zur Kenntniss bringen wird. Thatsächlich konnte durch spermatogenetische Untersuchungen bei einigen Insecten (Caloptenus, Bombyx, Phyllodromia) hinter dem Kopf ein Homologon des Mittelstücks nachgewiesen werden (p. 523).

Jedenfalls schiebt sich bei den meisten thierischen Spermatozoen zwischen den Kopf und die eigentliche Geissel das Mittelstück ein und scheint ziemlich übereinstimmend den sich in ihm bis zum Kopf fortsetzenden Axenfaden der Geissel zu umschliessen. Dieser Abschnitt dürfte sich jedenfalls als vom Cytoplasma bezw. vom Centrosoma herrührend erweisen; vom Kopf unterscheidet er sich durch sein abweichendes Färbungsvermögen. Seine Gestalt und sein Umfang sind bei den verschiedenen Arten von Spermatozoen recht wechselnd. Als ein ziemlich umfangreiches Gebilde erscheint es bei den Teleostiern und ähnlich bei den Echinodermen (Fig. 239 u. 231). In Form eines Kugelabschnittes liegt es mit der breiten Basis dem Hinterende des Kopfes an; es wird von einer Verlängerung des Axenfadens der Geissel durchsetzt, welcher mit einer knopfförmigen Anschwellung, dem Endknöpfchen, an der Aussenfläche des Kopfes endet. Das Endknöpfchen ist hier jedenfalls in eine entsprechende Vertiefung des Kopfes eingelassen (Fig. 239). Dieses Verhalten ergibt sich aus den verschiedenen Ansichten der Knochenfisch-Spermatozoen und aus Macerationspräparaten derselben, wie sie von Ballowitz hergestellt wurden (Fig. 239 *D—H*): das Mittelstück sitzt in diesem Fall seitlich am Kopf an, und darüber liegt das Endknöpfchen.

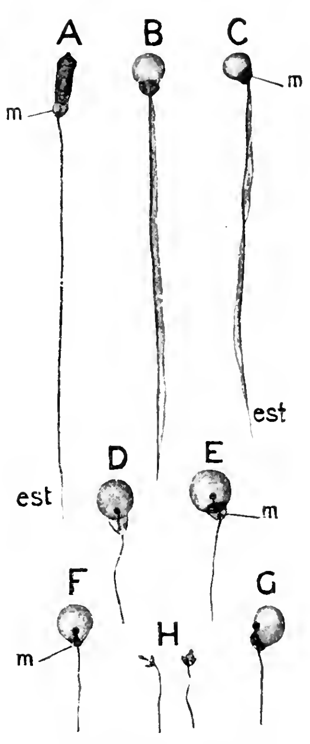


Fig. 239. Spermatozoen *A* von Accipenser sturio, mit Spitzenstück, Mittel- (*m*) und Endstück (*est*), *B* von Esox lucius und *C* von Perca fluviatilis, mit Schwanzsaum, *D* und *E* von Esox lucius, mit Endknöpfchen und Mittelstück (*m*), *F* und *G* von Leuciscus rutilus (*F* von der Fläche, *G* in Seitenansicht), *H* von Perca fluviatilis (vorderes Geisselende mit Endknöpfchen und Mittelstück) (nach E. Ballowitz).

Ausserdem können am Mittelstück noch weitere Differenzirungen auftreten, indem es in zwei verschiedene Abschnitte zerfällt oder an ihm kleine kuglige, dem Endknöpfchen ähnliche Bildungen erscheinen (Fig. 239 *E*). Letzteres ist z. B. bei den Spermatozoen des Störs der Fall (Fig. 239 *A*). Hier nimmt das Mittelstück auch eine andere Form an, indem es sich zur Kugelgestalt abrundet und

dadurch vom Kopf mehr emancipirt. Häufiger ist das Mittelstück länger und zeigt Walzenform, wie man dies z. B. bei den Amphibien findet. Hier erscheint das hintere Ende des Kopfes ausgehöhlt und das Mittelstück wie durch einen Zapfen oder ein Knöpfchen in ihm eingelassen (Salamandra, Triton, Fig. 233 *B* p. 411).

Dieses Knöpfchen zeigt eine gewisse Uebereinstimmung in der Lage mit dem Endknöpfchen anderer Spermatozoen, zumal im Mittelstück ein centraler Faden vorhanden sein soll, der allerdings nicht mit dem Axenfaden der Geissel im Zusammenhang steht, sondern es findet sich am hinteren Ende des Mittelstücks ein dem Endknöpfchen anderer Spermatozoen entsprechendes Gebilde, von dem der Axenfaden der Geissel ausgeht. Diese Verhältnisse finden ihre Erklärung erst durch die Spermatogenese und sollen daher weiter unten (p. 502 ff.) besprochen werden.

Complicirter erscheint der Bau des Mittelstückes dann, wenn es eine Querstreifung erkennen lässt (Fig. 226, 227 u. 238), welche jedenfalls wie die ähnlichen Erscheinungen an Kopf und Geissel auf eine spiralige Drehung zurückzuführen ist. Diese Bildung ist sehr verbreitet an den Spermatozoen der Wirbelthiere und findet sich bei Selachiern, Reptilien, Vögeln und Säugethieren. Sie pflegt erst bei der Behandlung mit Reagentien deutlich hervorzutreten: so erscheint das Mittelstück an den Spermatozoen von Raja clavata völlig homogen (Fig. 238 *A*); werden sie jedoch einer längeren Maceration mit Chlornatrium unterzogen, so tritt deutlich eine Querstreifung hervor (Fig. 238 *B*), die nach Analogie mit dem Verhalten der Spermatozoen anderer Thiere als Spiralbildung einer um die centrale Parthie herumgewundenen protoplasmatischen Substanz anzusehen und mit dem Mantel des Axenfadens der Geissel zu vergleichen ist. Wir werden eine derartige Umlagerung des centralen Theils des Mittelstücks mit cytoplasmatischer Substanz bei der Spermatogenese noch zu erwähnen haben (p. 505 ff.).

Bei länger fortdauernder Maceration tritt die Spiralbildung noch klarer hervor, indem zwischen dem eigentlichen Spiralfaden kleine Theile einer Zwischensubstanz herausbröckeln. Am Ende geht dann auch die Spiralbildung selbst verloren, da schliesslich auch diese Theile abfallen, und es bleibt nur noch ein centraler Strang, der Axenfaden, übrig. Diesem letzteren kommt jedenfalls eine fibrilläre Structur zu, wovon bei anderen Spermatozoen noch die Rede sein wird.

An den Spermatozoen des Rochens ist ausser dem Mittelstück noch ein anderes, zunächst sehr ähnlich erscheinendes Gebilde bemerkbar, welches in Form eines kurzen Plasmacylinders hinter dem Mittelstück liegt und einen kurzen Theil der gedachten Geissel in sich schliesst (Fig. 238 *A*). Ballowitz fand dieses Gebilde zwar an fast allen Samenfäden von Raja clavata vor, so dass es eine constante Bildung zu sein schien, immerhin möchte er dies doch dahin gestellt sein und die Möglichkeit offen lassen, dass es sich noch um einen von der Spermatogenese her übrig gebliebenen Theil des Bildungsplasmas handeln könne.

Noch weit deutlicher, aber offenbar von einer ähnlichen Structur veranlasst, tritt die spiralige Windung am Mittelstück bei den Reptilien, Vögeln und Säugethieren auf (Fig. 226 u. 227). Bei den ersteren kann das Mittelstück eine aussergewöhnliche Länge erreichen, welche Erscheinung übrigens auch bei den Wirbellosen, z. B. bei den Gastropoden wiederkehrt (Fig. 309 p. 514). Während bei den Schlangen Spermatozoen mit ungemein langem Mittelstück

vorkommen (Fig. 227 *A*), findet man dieses bei anderen Reptilien (Anguis, Testudo) von ganz gewöhnlicher Länge.

Die Spermatozoen der Reptilien sind übrigens denen der Vögel sehr ähnlich; bei letzteren tritt eine bei den Säugethieren noch ausgeprägtere Erscheinung auf, nämlich eine scharfe Absetzung des Kopfes vom übrigen Spermatozoon bezw. Mittelstück, die Bildung eines sog. Halsabschnitts. Zwischen Kopf und Mittelstück lässt sich zuweilen eine tiefe Einschnürung erkennen, und die Verbindung zwischen beiden wird nur durch einen sehr dünnen Strang gebildet (Fig. 226 u. 232). Die Auffassung lag jedenfalls nahe, dass dieser verbindende Strang dem Axenfaden entspricht und eine Fortsetzung desselben darstellt, die bis zu dem an der Basis des Kopfes gelegenen Endknöpfchen reicht. Derart wird die Verbindung von Kopf und Schwanz jedenfalls bei den meisten Spermatozoen hergestellt; da nun der Axenfaden seinerseits wieder in mehrere Fäden zerlegbar ist, so kann es nicht überraschen, wenn sich auch im Halsstück einige Fäden beobachten lassen, wie dies z. B. bei den Vögeln und Säugethieren der Fall ist. Für die letzteren wird beschrieben, wie die beiden aus dem Mittelstück hervortretenden Fäden, welche gegen den Kopf hin etwas divergiren können, an dessen Basis je mit einem Endknöpfchen enden, und Aehnliches kommt auch bei den Vögeln vor.

Die sich sozusagen von selbst darbietende Vermuthung, dass es sich bei dem das Mittelstück durchsetzenden und weiterhin den Halstheil bildenden Centralfaden um eine Verlängerung des Axenfadens handelt, welche Auffassung besonders von Ballowitz vertreten wird, erfreut sich doch nicht allgemeiner Anerkennung, indem von Säugethierspermatozoen (Mus decumanus, Cavia cobaya) angegeben wird, dass die knöpfchenförmige Endigung des Axenfadens am Vorderende des Mittelstückes zu finden und der Kopf nur durch eine den Hals bildende Kittsubstanz mit dem übrigen Spermatozoon vereinigt ist (Jensen, Meves). Für die Ratte, deren Spermatozoen ein Halsstück im obigen Sinne nicht besitzen sollen (Fig. 226 *B*), stimmt Ballowitz selbst dieser Darstellung zu. Von den Spermatozoen des Meerschweinchens gibt Meves ganz neuerdings eine eingehende Schilderung des feineren Baus, wonach mehrere kleine Knöpfchen sowohl am Vorderende des Mittelstücks wie auch an der Basis des Kopfes vorhanden sind (Fig. 232 *A*). Zwischen diesen Knöpfchen verläuft eine entsprechende Zahl zarter Fäden, welche einen ungefähr cylinderförmigen, von einer Zwischensubstanz eingenommenen Raum umschliessen. In ganz ähnlicher Weise vermochte Meves (und ebenso von Lenhossek) an den Spermatozoen der Ratte anstatt des einen, am Vorderende des Verbindungsstücks gelegenen Endknöpfchens ebenfalls deren je zwei am Verbindungsstück und der Kopfbasis vorhandene Knöpfchen nachzuweisen, zwischen denen nur eine Kittsubstanz wahrzunehmen ist. Die Befestigung des Schwanzes am Kopf durch Axenfaden und Endknöpfchen würde somit nach dieser Auffassung keine allgemeine Geltung haben, und der Bau der Spermatozoen erführe durch Einschiebung einer besonders structurirten Parthie zwischen Kopf und Mittelstück, nämlich jenes Halsabschnitts, eine weitere Complication.

Die Untersuchungen auf spermatogenetischem Gebiet haben gezeigt, dass die Endknöpfchen unter Umständen direct auf die Centrosome zurückgeführt werden können; in manchen Fällen, wie z. B. bei der Ratte, bleiben dieselben sogar in ziemlich unveränderter Weise erhalten (p. 498 ff. u. 508 ff.). Leider sind aber nur erst verhältnissmässig wenige Formen

genau genug auf die Herkunft der einzelnen Bestandtheile der Spermatozoen untersucht, so dass wir nur im Allgemeinen das Mittelstück als den Sitz oder das Umwandlungsproduct der Centrosome ansehen können und hinsichtlich seiner bei den verschiedenen Formen recht differenten Ausbildung, sowie seiner Beziehungen zu Kopf und Schwanz, speciell auch zum Axenfaden vorläufig bei den meisten Formen nur auf mehr oder weniger sichere Vermuthungen angewiesen sind. In so fern waren wir auch genöthigt, uns bei der vorstehenden Darstellung hauptsächlich auf die an den reifen Spermatozoen erhaltenen Ergebnisse rein morphologischer Natur zu stützen. Immerhin darf man schon jetzt aussprechen, dass zwischen solchen Fällen, in denen anscheinend fast das ganze Mittelstück, wie bei den Amphibien, durch Umwandlung des Centrosomas geliefert wird, und solchen, in denen die Centrosome an der Basis des Kopfes ziemlich unverändert erhalten bleiben, trotzdem aber, offenbar unter Betheiligung cytoplasmatischer Substanzen, ein Mittelstück zur Ausbildung gelangt, wie dies bei den Säugethieren und anderen vorkommt, eine erhebliche Differenz besteht und von einer Gleichwerthigkeit der betreffenden Mittelstücke zunächst nicht die Rede sein kann. Ueber die Bedeutung der Lage des Centrosomas im Mittelstück soll später noch gesprochen werden (p. 500, 507 u. Cap. VI, Befruchtung).



Fig. 240. Spermatozoon von Sepia officinalis (nach E. Ballowitz).

k Kopf, *m* Mittelstück, *sp* Spitzenstück.

Als höchst auffällig muss hervorgehoben werden, dass bei den Spermatozoen solcher Thiere, deren nahe Verwandte ein Mittelstück besitzen, ein solches nicht aufgefunden werden konnte. Dies wird z. B. von Columba und Pelobates angegeben (Fig. 227 u. 233 *D*), obwohl das Mittelstück bei anderen Vögeln und Amphibien einen ständigen Theil des Spermatozoons bildet. Man wird hier mit Recht der Vermuthung Raum geben dürfen, dass weitere Nachforschungen an den ausgebildeten oder noch in Entwicklung begriffenen Spermatozoen dieser Thiere das Vorhandensein des Mittelstücks bezw. der Centrosome ergeben werden. Dasselbe gilt für die Ascidien und Salpen, bei denen das Vorkommen eines Mittelstücks ebenfalls nach den Untersuchungen an den ausgebildeten Spermatozoen ausdrücklich in Abrede gestellt wurde (Pictet, Ballowitz), und bei denen spermatogenetische Untersuchungen das Centrosoma an die Spitze des Kopfes verlegt haben (Julin), während die bei der Befruchtung des Ascidieneis gemachten Beobachtungen deutlich erkennen lassen, dass die Spermatozoen sich in dieser Beziehung so wie diejenigen anderer Thierformen verhalten (vgl. Cap. VI, Befruchtung). Wie schon früher erwähnt wurde, war das Fehlen des Mittelstücks als characteristisch auch für die Spermatozoen der Insecten angegeben worden, doch haben spermatogenetische Untersuchungen hier wenigstens in einzelnen Fällen das Vorhandensein eines hinter dem Kopf gelegenen Centrosomas festgestellt (Phyllodromia, Caloptenus, Anasa, Phalera, Bombyx, vgl. p. 523); erwähnenswerth ist in dieser Beziehung auch, dass an den Samenfäden von Gryllus vulgaris hinter dem Kopf eine mit diesem gleich breite, nach

hinten sich verschmälernde Parthie auffällt (Fig. 237 *B*), welche K. BALLOWITZ für eine erste Andeutung des Mittelstücks zu halten geneigt ist.

Ein in seiner Lage recht sonderbares und ebenfalls als Mittelstück angesprochenes Gebilde tritt an den Spermatozoen von Sepia officinalis auf (PICTET, BALLOWITZ). Der cylindrische, mit einem knopfförmigen Spitzenstück versehene Kopf erscheint hinten schräg abgestutzt, so dass die eine Kante nach hinten stark vorspringt (Fig. 240); in der mehr zurücktretenden hinteren Kante des Kopfes scheint die Geissel mit einem Knöpfchen zu enden. Neben dem Anfangstheil der Geissel und nur lose mit ihr verbunden liegt das „Mittelstück" in Form eines kommaförmigen, vorn verdickten und spitz zulaufenden Stäbchens. Der vordere, verdickte Theil scheint übrigens die Geissel zu umgreifen und so eine Art Verbindung herzustellen. Somit würde sich eine sehr einseitige Ausbildung des Mittelstücks ergeben und dieses nur auf eine kurze Strecke vom Axenfaden durchsetzt werden, während es sich im Uebrigen ziemlich unabhängig neben der Geissel entwickelt zeigt.

Es scheint, dass eine derartige einseitige Verschiebung des Mittelstückes gelegentlich auch bei anderen Spermatozoen vorkommt, bei denen es sonst die normale Lage hinter dem Kopf zeigt; so fand BALLOWITZ an den Samenfäden von Crossaster papposus nicht selten das Mittelstück in Gestalt eines mehr kugligen oder unregelmässig geformten Körpers neben der Geissel am Kopf ansitzen, während es für gewöhnlich direct hinter diesem liegt.

Im äusseren Eindruck erinnern diese Gestaltungsverhältnisse jedenfalls an diejenigen, welche nach PICTET und BALLOWITZ bei Medusen (Tealia) und Siphonophoren (Halistemma) obwalten, doch scheinen die letzteren nach der Darstellung der genannten Autoren anders aufgefasst werden zu müssen, weshalb von ihnen noch weiter unten (p. 441) die Rede sein wird.

5. Die Bewegung der Spermatozoen.

Entsprechend der verschiedenartigen Gestaltung der Spermatozoen muss auch die Art ihrer Bewegung eine sehr verschiedene sein. Bei einigen, wie den abweichend geformten Samenkörpern der Myriopoden und mancher Dekapoden, um dies gleich hier zu erwähnen, scheint die Bewegungsfähigkeit fast gänzlich zu fehlen oder doch stark herabgemindert zu sein; jedenfalls scheinen sie nur mehr auf passive Weise ihr Ziel zu erreichen. Allerdings ist bei manchen dieser abweichend geformten Spermatozoen (vgl. p. 444 ff) eine gewisse Beweglichkeit beobachtet worden, die sich in geringen Bewegungen der Fortsätze oder in Einziehen oder Ausstrecken derselben äusserte. Auch Krümmungen und wellenförmige Bewegungen, verursacht durch Contraction des Körpers dieser einfach gestalteten Samenzellen, sind bei Crustaceen und Acarinen beschrieben worden. Desgleichen können dieselben bis zu einem gewissen Grade amöboide Beweglichkeit besitzen (Nematoden, Phyllopoden), die mit Strömungen im Innern, sowie mit Aussenden von Fortsätzen verbunden ist und bis zu recht beträchtlichen Veränderungen der Gestalt führen soll (A. SCHNEIDER, CANO, H. E. ZIEGLER, V. ERLANGER, O. ZACHARIAS). Vielfach scheint sich diese Beweglichkeit erst innerhalb des weiblichen Leitungsapparates zu äussern, wie dies z. B. von CANO an den sonst starren Spermatosomen der Dekapoden (speciell

Dromiden) beobachtet wurde; diese führten im Oviduct bezw. im Receptaculum seminis des Weibchens lebhafte Bewegungen aus.

Weit regelmässigerer Natur sind die von den geschwänzten, geisseltragenden Spermatozoen ausgeführten Bewegungen. Sie sind bedingt durch die Gestalt der Spermatozoen, und diese steht jedenfalls im engen Zusammenhang mit den Bedingungen, unter welchen die Befruchtung des Eis erfolgt, und mit den Einrichtungen, welche an diesem für das Eindringen der Spermatozoen vorhanden sind. Da die Gestalt der geschwänzten Spermatozoen bis in's Einzelne hinein eine recht verschiedenartige ist, so gilt dies auch für ihre Bewegungsweise, und um dieselbe erschöpfend behandeln zu können, müssten erst sehr eingehende, die Form der Spermatozoen genau berücksichtigende Untersuchungen angestellt werden. Zum Theil ist dies schon geschehen, so durch Ballowitz im Anschluss an seine höchst ausführliche Darstellung der Morphologie von Spermatozoen verschiedener Thiergruppen.

Der die Bewegung verursachende Theil der Spermatozoen ist die Geissel, der Kopf verhält sich dabei nach den bisher gemachten Beobachtungen passiv, abgesehen von geringen Biegungen und Krümmungen, die er (unter der Voraussetzung einer dazu geeigneten gestreckten oder abgeplatteten Form) machen kann, um dadurch die Richtung der Bewegung zu beeinflussen oder zu bestimmen. Es ist besonders ein Verdienst von Ballowitz, gezeigt zu haben, dass die Contractilität der Geissel an eine fibrilläre Structur derselben gebunden ist, welche in morphologischer Beziehung bereits weiter oben besprochen wurde (Fig. 229, 235 u. 236 p. 403 ff.).

Wenn die Geissel nur aus einem einfachen, zarten Faden besteht, liegt das Verhältniss sehr einfach; dieser zeigt sich bei Vornahme von Maceration aus einer Anzahl feiner Fibrillen zusammengesetzt, und an ihn bezw. an einen Axenfaden, welcher diesen fibrillären Bau aufweist, ist die Contractilität gebunden. Dass es der fibrilläre Axenfaden und nicht die ihn umgebende Protoplasmahülle ist, welche die Contractionen zeigt, geht aus dem Verhalten hüllenloser Parthien des Axenfadens hervor, welche noch Contraction erkennen lassen. Solche einfach gebildete Geisseln zeigen auch eine einfache Form der Bewegung, indem sie einem Flimmerhaar ähnlich hin und her schlagen. Entsprechende Ausschläge macht dann auch der Kopf, so dass diese Bewegung ihrer Entstehung nach keine recht gleichmässige ist; indem die Schläge sehr rasch auf einander folgen, ergibt sich eine Bewegungsrichtung, die einer geradlinigen ziemlich nahe kommt. Dadurch, dass die Geissel mancher Spermatozoen nicht in einer Ebene, sondern in anderen Bahnen schwingt, wird die Art der Fortbewegung ebenfalls beeinflusst.

Man hat die Bewegung der Geissel ausdrücklich mit derjenigen der Flimmercilien verglichen und sie in ganz derselben Weise erfolgen lassen. Derartige Beobachtungen sind besonders an den Spermatozoen der Säugethiere angestellt worden (Eimer, A. von Brunn u. A.). Von einer weiteren Uebereinstimmung zwischen Spermatozengeissel und Flimmerhaaren soll später (p. 507) noch die Rede sein. Während nach von Brunn's Beobachtung das Schlagen der Geissel nur in einer Ebene erfolgen soll und die Fortbewegung in Folge dessen in einer Wellenlinie vor sich geht, glaubten Andere eine complicirtere Art der Geisselbewegung feststellen zu können, indem diese in einem doppelten Kegelmantel (mit dem Stützpunkt nahe dem Vorderende) geschehe und die vom Spermatozoon beschriebene Bahn somit eine Schraubenlinie sei (Eimer). Uebrigens muss man annehmen, dass dabei auch die

eigenthümliche und bei den einzelnen Arten recht differente Form des Kopfes von Bedeutung für die Art der Bewegung dieser Spermatozoen ist.

Bei den Spermatozoen, die am Schwanzfaden einen undulirenden Saum besitzen (Fig. 233), pflegt die Contractilität auf diesen überzugehen, wie sich dies bei den Urodelen und manchen Insecten beobachten lässt. Der Randsaum zeigt dementsprechend eine fibrilläre Structur, während diese der gerade gestreckten Faser fehlt. Diese letztere, welche an und für sich Aehnlichkeit mit dem Axenfaden anderer Spermatozoen besitzt, bezeichnet man dementsprechend, wie schon erwähnt, jetzt nur noch als Stützfaser. An dem Krausensaum bemerkt man eine lebhafte, fortschreitende Flimmerung, und indem jede der Krausen gewissermaassen als Ruderplättchen functionirt, kommt eine sehr gleichmässige, geradlinig fortschreitende Bewegung zu Stande. Bei derartig gebauten Spermatozoen tritt es gelegentlich ein, dass Stützfaser und Randsaum von einander getrennt werden, und dann ergibt sich, dass thatsächlich nur die letztere contractil ist, während die Stützfaser unbeweglich verbleibt. Schlagende Bewegungen der Geissel, wie sie oben erwähnt wurden, scheinen bei diesen Spermatozoen nur dann einzutreten, wenn sie an ein Hinderniss gelangen; ähnlich verhalten sich auch die Spermatozoen der Vögel, bei denen der fibrilläre Axenfaden von einem zarten Spiralsaum umwunden wird (Fig. 228), während bei denjenigen Samenfäden der Vögel, denen dieser Spiralsaum fehlt, und die nur aus einer zarten Geissel bestehen (Fig. 227 *E*–*G*), wieder schlagende Bewegungen derselben auftreten, wie sie oben geschildert wurden, und wie wir sie bereits von den mit ähnlich gebautem Schwanzfaden versehenen Spermatozoen der Säugethiere beschrieben.

Bei den mit undulirendem Randsaum versehenen, aber der Stützfaser entbehrenden Spermatozoen, wie sie sich ebenfalls bei den Insecten finden (p. 416), gestaltet sich die Fortbewegung anders. In Folge des Fehlens der festeren Stützfaser erscheinen diese Samenfäden in mehreren Spiraltouren gebogen, und wenn die flimmernde Bewegung des Saumes, vorn beginnend und sich nach hinten fortsetzend, in vollen Gang kommt, bohrt sich das Spermatozoon in Schraubenlinien vorwärts, zumal sich auch der Kopf der Spirale eingefügt hat und deren Fortsetzung nach vorn bildet.

Wie schon hervorgehoben wurde, ist jedenfalls auch die Form und Stellung des Kopfes sehr bedeutungsvoll für die Richtung der Bewegung. Es wurde bereits oben erwähnt, dass zeitweise Biegungen oder ständige Krümmungen desselben die Form der Bewegung beeinflussen. Besonders deutlich tritt dies bei den Vögeln hervor, bei denen die Form des Kopfes spiralig gedreht erscheint und unter Umständen zu einer sehr vollkommenen Schraube werden kann (Fig. 228 *A*–*G*). Diese Kopfform bringt naturgemäss eine Rotation des Spermatozoons mit sich, die ausserdem noch durch den Spiralsaum der Geissel unterstützt wird. Jede geringste Vibration der Geissel, die sich hier ähnlich einer schwingenden Saite bewegt, veranlasst eine Rotation des Kopfes; bei lebhafter Bewegung der Geissel wird die Rotation ausserordentlich beschleunigt, so dass sie als solche nicht mehr ohne Weiteres wahrnehmbar ist. Die hieraus resultirende Vorwärtsbewegung ist eine gleichmässig fortschreitende und fast geradlinige, wie schon von früheren Beobachtern angegeben und später in ausführlicher Weise durch Ballowitz bestätigt wurde.

Indem man sich die Frage vorlegte, ob und wie wohl die Spermatozoen befähigt seien, so enge Oeffnungen wie die Mikropylen aufzufinden, kam man zu dem Schluss, dass sie, einer bestimmten Gesetzmässigkeit folgend, in kreisförmiger Bahn sich bewegten, wobei sie danach strebten, sich an eine Fläche anzulegen, von welcher eine Anziehungskraft auf sie ausgeübt würde (J. DEWITZ). Nachdem die Spermatozoen an eine bestimmte Stelle des Eis gelangten, was sich beim Mechanismus des Vorrückens des Eis im Leitungsapparat von Periplaneta, um welches Insect es sich bei diesen Beobachtungen handelt, schon denken lässt, würden sie sich in Kreislinien an der Oberfläche des Eis bewegen und beim Umkreisen des Eis in der Gegend, wo sich die Mikropylen befinden, mit ziemlicher Sicherheit auch in diese hinein gelangen. Dieser Darstellung vom Verhalten der Samenfäden am Ei von Periplaneta vermag sich BALLOWITZ nicht anzuschliessen, weil von DEWITZ die spiralige Bahn der Spermatozoen nicht richtig erkannt wurde und auch das Anlegen an die Fläche andere Ursachen habe; doch wird man trotzdem diesem Erklärungsversuch eine gewisse Wahrscheinlichkeit nicht absprechen dürfen.

6. Die Uebertragung der Spermatozoen. Spermatophoren.

Auf die einfachste Weise kommen die Spermatozoen mit den Eiern dann in Berührung, wenn sie vom Männchen in das Wasser entlassen werden, wohin das Weibchen die Eier absetzte, wie man dies nicht nur bei Cölenteraten, Echinodermen, Anneliden, Mollusken, speciell Lamellibranchiaten und Ascidien, sondern auch noch bei Wirbelthieren (Amphioxus, Teleostier) beobachtet. In ähnlicher Weise kann die Befruchtung auch dann noch zu Stande kommen, wenn bereits eine Art von Begattung stattfindet, wie z. B. bei den anuren Amphibien, deren Männchen das Weibchen umklammert und über die entleerten Eier das Sperma ergiesst. Mit der besseren Ausbildung der Begattungsorgane, besonders der des Männchens, erfolgt dann eine directe Uebertragung des Samens durch Einspritzen in die weiblichen Leitungswege. Umständlicher erscheint die Uebertragung mit Hilfe von Spermatophoren, d. h. von besonderen Vorrichtungen, welche es ermöglichen, eine grössere Menge von Sperma auf einmal in ziemlich sicherer Weise in den Körper des weiblichen Thiers zu übertragen oder an demselben zu befestigen.

Die **Spermatophoren** sind sehr verschiedener Natur; man hat schon dann, obwohl eigentlich nicht mit Recht, von Spermatophoren gesprochen, wenn eine grössere Zahl von ausgereiften Spermatozoen sich vereinigt und einen recht umfangreichen Complex bildet, der sich seiner Form nach mit einer wallenden Straussenfeder oder einem Blumenstrauss vergleichen lässt (Fig. 241 *A*—*C*). Diese bei den Insecten (von SIEBOLD, STEIN, LEYDIG, GILSON 1885, BALLOWITZ 1890 u. A.) beobachteten Gebilde dienen höchst wahrscheinlich ebenfalls einer besseren Uebertragung des Samens, entsprechen aber in so fern nicht ganz dem Begriff der Spermatophore, als bei ihnen der sie verbindende und zusammenhaltende Fremdkörper entweder fehlt oder doch nur wenig, meist in Form einer centralen Parthie, nicht aber als eine das Ganze umgebende Hülle entwickelt ist. Es pflegt gewöhnlich ein axialer Faden (Fig. 241 *B*) oder ein Plättchen (Fig. 241 *C*) vorhanden zu sein, an welchem die Spermatozoen mit dem Kopf befestigt sind. Diese einfache Bildung der Spermatophoren durch eine

die Samenfäden verklebende Substanz, welche von Drüsenzellen abgeschieden wurde und um welche herum die Spermatozoen sich gruppiren, findet sich auch bei den Würmern (Oligochäten nach RAY LANKESTER 1871, VEJDOVSKY 1884, FOOT 1898 u. A.). Bei einigen derselben, so bei Tubifex rivulorum, complicirt sich die Bildung der Spermatophoren bereits etwas; hier besteht die Axe aus einem körnigen Secret des Samenleiters, das von einer dickeren (nach VEJDOVSKY's Auffassung), erst in der Samentasche ausgeschiedenen Hülle umgeben ist, und an diese setzen sich die Spermatozoen an (Fig. 242 *A*). Wir müssen es dahin gestellt sein lassen, ob diese Spermatophoren für die Uebertragung des Spermas in die Samentaschen oder bei der Hinführung zum Befruchten der Eier von Bedeutung sind.

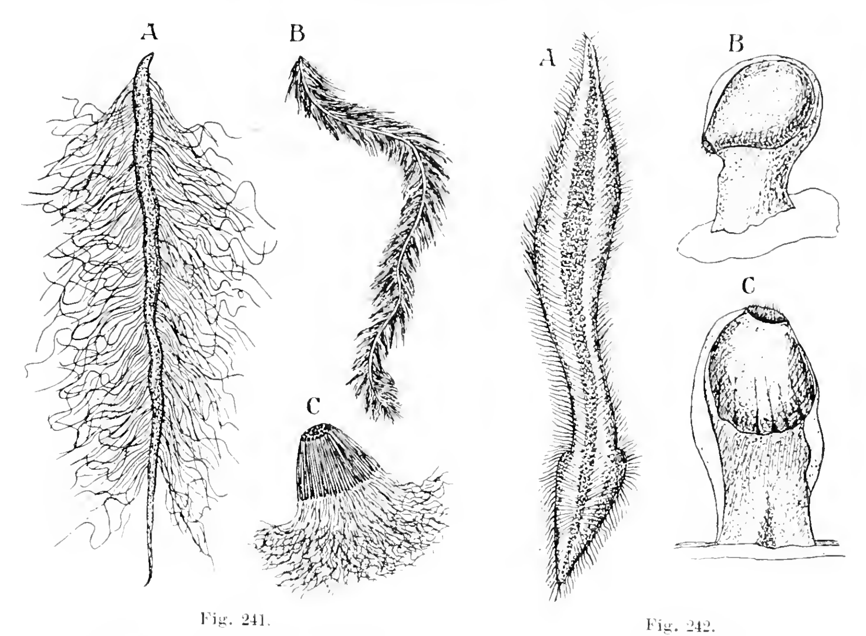


Fig. 241. „Spermatophoren" *A* eines Käfers (Loricera), *B* einer Heuschrecke (Locusta), *C* einer Ichneumonide (nach GILSON).

Fig. 242. Spermatophoren *A* von Tubifex rivulorum, *B* von Allolobophora chlorotica, *C* von Allolobophora caliginosa (nach VEJDOVSKY und FRAISSE).

Durch Abscheidung einer zarten, kapselartigen Hülle von Seiten drüsiger Zellen in der Samentasche oder Hypodermis der Oligochäten werden die bekannten Spermatophoren der **Lumbriciden** gebildet, welche man zur Zeit der Fortpflanzung als kleine, zipfelförmige Anhänge an der Bauchseite der vorderen Gürtelsegmente findet. Ihre Bildung ist vielleicht so zu denken, dass bei der Begattung aus der Samentasche etwas Sperma hervorgepresst wird und sich an dem gegenüberliegenden Gürtelsegment des anderen Thieres anheftet, um hier von dem Drüsensecret der Samentasche oder Hypodermis überdeckt zu werden, welches alsbald erhärtet (VEJDOVSKY). Die Spermatophoren zeigen eine birn- oder flaschenförmige Gestalt (Fig. 242 *B* u. *C*) und besitzen eine (wohl gleich bei der Entstehung der Kapsel übrig

gebliebene) Oeffnung, aus welcher das Sperma später heraustritt. Sie erreichen eine Länge von 1—2, auch 3 mm.

Die Befestigung der Spermatophoren aussen am Körper ist eine sehr häufige Erscheinung; wir treffen sie nach A. LANG's Beobachtung auch bei **Polycladen** (Cryptocelis alba) an. Diese Spermatophoren sind lange, dünne Schläuche von milchweisser Färbung, aus einer resistenten Hülle bestehend und mit Spermatozoen prall gefüllt. Von einem Drüsensecret im Ductus ejaculatorius gebildet, wird die Spermatophore bei der Begattung durch Contraction der Penismusculatur hervorgepresst und wie ein Spiess in die Haut des anderen Individuums hineingedrückt („Die Polycladen" p. 249 u. 638). Die Körperstellen, an denen dies geschieht, sind sehr verschiedene und ebenso die Zahl der Spermatophoren, die an einem Individuum befestigt werden. Bei Eustylochus ellipticus fand VAN NAME (1899) vier bis fünf Spermatophoren an verschiedenen Stellen der Rückenfläche eingepflanzt; sie sind hier von rundlicher, ziemlich unregelmässiger Form, messen etwa 0,6 mm und bestehen aus einer gallertigen Masse, in welche die Spermatozoen eingeschlossen sind. Die letzteren gelangen aus den Spermatophoren direct in das Körperparenchym, um schliesslich bis zu den Eiern vorzudringen (LANG 1884, GARDINER 1898, VAN NAME 1899). Bei anderen Polycladen können sie übrigens ohne Vermittlung von Spermatophoren durch blosses Einstechen des Penis in den Körper gelangen, wie dies in ähnlicher Weise auch für die Rotatorien bekannt geworden ist, bei denen die Begattung ebenfalls mittelst Durchbohren der Körperwand durch den Penis vor sich geht und die in die Leibeshöhle eingeführten Samenfäden allmälig bis zu den Eiern vordringen, wobei sie auch die Wand des Geschlechtsapparats durchdringen müssen (PLATE 1885, NUSSBAUM 1897, SADONES 1897).

Verhältnisse, welche denen bei den Polycladen nicht unähnlich sind, liegen bei den **Hirudineen** vor, indem auch bei ihnen Spermatophoren in die Körperhaut eingepflanzt werden und deren Entleerung in die Leibeshöhle erfolgt (WHITMAN 1891, A. KOWALEVSKY 1899 und 1900, BRUMPT 1899 und 1900, BRANDES 1901). Dies geschieht nicht bei allen Hirudineen, sondern bei den Gnathobdelliden pflegt die Begattung einfach auf die Weise vollzogen zu werden, dass der Penis des als Männchen functionirenden Thiers in die Vagina des anderen eingeführt wird. Hierbei kann wohl direct die Einspritzung des Spermas erfolgen, oder aber die Uebertragung desselben geschieht in Form einer Spermatophore, die bei Hirudo medicinalis nach vollzogener Copulation als ein spindelförmiger Körper von 3 mm Länge in der Vagina gefunden wird. Diese Spermatophoren zeigen zwar eine mehr gallertige Consistenz, sind aber immerhin schon von einer besonderen Membran umgeben; wenn sie aussen an den Körper angeheftet werden sollen, müssen sie eine grössere Festigkeit erlangen. Die Anheftung geschieht zumeist in der Region des Clitellums und in der Nähe der Geschlechtsöffnungen. Sie waren schon durch FRITZ MÜLLER (1844) erkannt worden und finden sich bei den Rhynchobdelliden, für welche diese Art der Begattung characteristisch zu sein scheint.

Die Gestalt der Spermatophoren ist bei den Hirudineen eine ziemlich differente, scheint sich jedoch auf eine bestimmte Form zurückführen zu lassen. Betrachtet man die Art der Begattung, wie wir sie von den Kieferegeln kennen lernten, und wie sie allem Anschein

nach nur selten bei den Rüsselegeln (Clepsine tessellata) vorkommt, als die ursprünglichere, so hat man von solchen Spermatophoren auszugehen, welche einfache, von Drüsensecreten zusammengehaltene Samenpackete darstellen und aus dem Leitungsapparat des männlichen direct in den des weiblichen Thiers befördert werden. Werden sie aussen am Körper befestigt, so erlangen sie eine höhere Differenzirung: ihre Form wird durch den männlichen Leitungsapparat in sehr bestimmter Weise ausgeprägt. Eine Spermatophore von ziemlich plumper Form findet sich nach BRUMPT bei Trachelobdella punctata: sie stellt ein ungefähr sackförmiges, zweizipfliges Gebilde dar, dessen grösster Theil durch die Spermamasse eingenommen wird, und an dessen unterem Ende sich eine Oeffnung zum Austritt des Spermas befindet (Fig. 243). Die Zweitheiligkeit, welche auch an dieser Spermatophore hervortritt, ist überhaupt sehr characteristisch für die Spermatophoren der Hirudineen und dürfte für die Uebertragung nicht ohne Bedeutung sein: bestimmt wird sie durch die Beschaffenheit des männlichen Ausführungsgangs; sie tritt uns noch weit deutlicher bei Glossosiphonia entgegen (Fig. 244). Hier

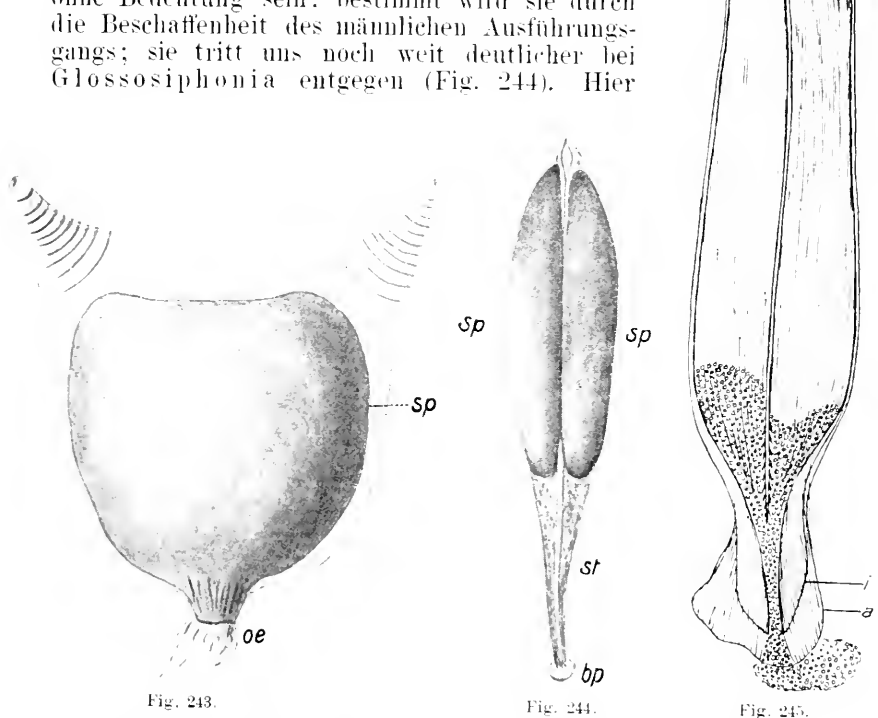


Fig. 243. Spermatophore von Trachelobdella punctata (nach BRUMPT). *oe* Oeffnung für den Austritt des Spermas, *sp* Spermamasse.

Fig. 244. Spermatophore von Glossosiphonia complanata (nach BRUMPT). *bp* Basalplatte, *sp* Spermamasse, *st* Stiel.

Fig. 245. Spermatophore von Clepsine plana, mit ausfliessendem Inhalt (nach WHITMAN).
a äussere, *i* innere Hülle.

besteht die Spermatophore aus zwei an einander liegenden Schläuchen, deren mittlerer, aufgetriebener Theil die Spermamasse enthält, und die nach dem einen Ende spitz zulaufen und nach dem anderen Ende in die beiden Stiele übergehen, welche einer zur Befestigung am Körper dienenden Endplatte aufsitzen (Fig. 244). Aehnliche Spermatophoren finden sich bei Placobdella, Haementaria, Clepsine u. A. Bei der letztgenannten Gattung hatte ihnen Whitman schon früher eine eingehendere Betrachtung gewidmet. Auch hier sind es zwei schlauchförmige Spermabehälter, die sich nach dem einen Ende in einen Faden verlängern, nach dem anderen Ende in eine gemeinsame Oeffnung zusammenfliessen (Fig. 245). Mit diesem verbreiterten Ende erfolgt die Befestigung am Körper des Blutegels. Die Spermatophore ist noch von einer äusseren Hülle umgeben (Fig. 245); sie erreicht eine Länge von 8 mm; bei Pontobdella fand Brumpt solche von 10 mm Länge.

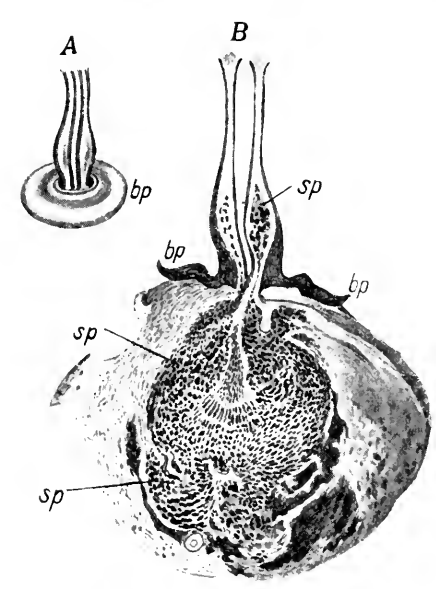


Fig. 246. Spermatophore von Nephelis *A* isolirt, *B* dem Körper aufsitzend, im Längsdurchschnitt (nach Brandes).
bp Basalplatte, *sp* Sperma in den flaschenförmigen Spermatophoren-Schläuchen und besonders im Körper des Thieres selbst.

In etwas anderer Form präsentiren sich die (etwa 1 mm langen) Spermatophoren von Nephelis, obwohl sie ebenfalls aus zwei Schläuchen bestehen; diese letzteren erreichen eine grössere Selbstständigkeit, indem sie isolirt neben einander liegen und nur am unteren Ende durch die ziemlich umfangreiche Basalplatte vereinigt sind (Fig. 246 *A* u. *B*). Nicht nur ihr unteres Ende, durch welches die Spermamasse abfliessen soll, ist offen, sondern auch das entgegengesetzte Ende, und Brandes tritt sehr entschieden dafür ein, dass es sich hier nicht um Spermatophoren im eigentlichen Sinne, d. h. nicht um wirkliche Samenbehälter, sondern vielmehr um eine Art „Injectionscanülen“ zur Uebertragung des Spermas, also gewissermaassen um einen hinfälligen Penis handelt, welcher bei jeder Begattung aus Drüsensecreten neu gebildet wird. Von der Art der Begattung durch die Geschlechtsorgane ausgehend, bei welcher ebenfalls schon Spermatophoren gebildet werden, wie wir sahen, wird man die hier vorliegende Form der Begattung und Spermatophorenbildung für die abgeleitete halten müssen.

Aus den Spermatophoren dringt das Sperma in grossen Mengen in den Körper ein (Fig. 246 *B*), offenbar durch kleine Verletzungen der Haut, wie sie beim Ansetzen der Spermatophore hervorgebracht werden. Man hat es für zweifelhaft gehalten, ob die „hypodermale Imprägnation“ wirklich zu einer Befruchtung der Eier führt, welche letztere Annahme von Whitman besonders energisch vertreten worden war. Brumpt stellte Versuche an Blutegeln (Glossosiphonia) an und constatirte an solchen, die nur hypodermal imprägnirt waren, das Ausbleiben der Fortpflanzung, während diese bei anderen, unter

den gleichen Verhältnissen gemeinsam lebenden Thieren eintrat. Es erschien nicht ausgeschlossen, dass man es in dieser eigenartigen Einführung des Spermas mit einem aussergewöhnlichen Vorgang zu thun habe und die Befruchtung schliesslich doch nur durch die an die weibliche Geschlechtsöffnung gebrachten Spermatophoren erfolgen könne. Auch KOWALEVSKY war durch seine Studien an Haementaria nicht fest überzeugt worden, dass die Hautbegattung zu einer wirklichen Befruchtung führe; durch weitere Untersuchungen konnte aber sowohl KOWALEVSKY wie BRUMPT sich mit Sicherheit davon überzeugen, dass die Spermatozoen thatsächlich bis zu den Eiern vordringen, und auch BRANDES vertritt diese Anschauung WHITMAN's sehr entschieden[1]).

Die Befestigung der Spermatophoren an verschiedenen und von der weiblichen Geschlechtsöffnung weit entfernten Stellen veranlasste WHITMAN, auch bei anderen Thieren an ein Eindringen der Spermatozoen durch die Körperhaut zu denken, so bei Peripatus, bei welchem man aussen am Körper Spermatophoren angeheftet und in der Leibeshöhle Spermatozoen fand. Auf die Spermatophoren von Peripatus haben wir weiter unten (p. 436) noch einzugehen.

Sehr verbreitet ist das Vorkommen von Spermatophoren bei den **Crustaceen**; gut bekannt sind sie von den Copepoden, bei denen es sich um schlauchförmige Gebilde handelt, die bald kürzer, bald länger, oval, langgestreckt oder flaschenförmig sind. Recht eigenartig gebaute Spermatophoren beobachtete K. HEIDER (1879) bei Lernanthropus; dieselben bestehen aus einem dünnwandigen Spermabehälter, dem Ausführungsgang desselben und einer am Ende des Gangs festsitzenden Kugel, welche mittelst einer Kittsubstanz am Körper des Weibchens befestigt wird. Die Anheftung der Spermatophoren geschieht von Seiten der Copepodenmännchen unter Benutzung bestimmter Extremitäten in der Nähe der weiblichen Geschlechtsöffnung. Schon vorher war die Spermatophore fertig ausgebildet im Vas deferens vorhanden, doch macht sie nach der Abgabe noch gewisse Veränderungen durch, wie das Erhärten der Kapselwand und das hiermit verbundene, durch die Wirkung des umgebenden Wassers veranlasste Ausfliessen eines Theils des Secrets, welches zur Befestigung der Spermatophore am weiblichen Körper dient. Durch Aufquellen des in der Spermatophore ausser den Spermatozoen enthaltenen Secrets werden auch diese herausgetrieben und in die Samentasche des Weibchens bezw. später in Berührung mit den nunmehr zur Ablage gelangenden Eiern gebracht.

Wir können nicht auf alle die verschiedenen Spermatophoren der Crustaceen eingehen, doch möchten wir die der Ostracoden und Dekapoden noch erwähnen, die letzteren ihrer grossen Mannigfaltigkeit wegen, die ersteren, weil sie sich in so fern eigenthümlich verhalten, als sie erst im weiblichen Leitungsapparat gebildet werden sollen. Die Spermatophoren der Ostracoden (Bairdia) zeigen auch in so fern ein eigenartiges Verhalten, als ihre Gestalt eine etwas abweichende ist (Fig. 247 *A*): sie bestehen aus einer ziemlich umfangreichen Blase, welche mit Samenfäden angefüllt ist, und die sich in einen langen, gewundenen, ebenfalls hohlen Stiel fortsetzt.

[1]) Das Verhalten der Spermatozoen in den Geweben und Hohlräumen der Leibeshöhle erfährt in den angeführten Arbeiten von BRUMPT und KOWALEVSKY eine eingehende Darstellung, auf welche wir ausdrücklich hinweisen möchten. Bezüglich des ersteren Autors dürfen wir noch hinzufügen, dass wir seine für uns in Betracht kommenden Ergebnisse, z. B. die über die Eibildung der Hirudineen u. a., wegen des bereits erfolgten Drucks der betr. Abschnitte nicht mehr berücksichtigen konnten.

Das ganze Gebilde liegt in der Samentasche des weiblichen Thiers und wird nach W. Müller's eingehender Darstellung (1894) auch erst hier gebildet, so dass die Spermatophoren in diesem Fall nur die Bedeutung einer Regelung der Fortleitung des Spermas innerhalb des weiblichen Apparats haben können.

Die Spermatophoren der Dekapoden sind besonders durch Grobben's sorgfältige Untersuchung (1878) genauer bekannt geworden, und sodann hat Gilson (1886) ihre Entstehung eingehend studirt. Es sind Kapseln von verschiedenem Umfang, die durch das erhärtende Secret des Vas deferens gebildet werden; auch die Form ist sehr verschieden: so kommen kuglige und ellipsoidische Spermatophoren bei ein und derselben Species vor; einige sind stumpf-kegelförmig, andere zeigen mehr die Gestalt einer dickeren oder schlankeren Spindel, wieder andere sind gestielt (Fig. 247 *B—E*, Fig. 248). Die so gestalteten Spermatophoren finden sich im Vas deferens einzeln oder noch häufiger dicht neben einander, einer Membran aufsitzend (Fig. 247 *B* u. *C*, Fig. 248), welche letztere jedenfalls einen ähnlichen Ursprung hat und aus entsprechender Substanz gebildet ist wie die Kapsel und der Stiel der Spermatophoren. Letzterer entwickelt sich erst, wenn die Spermatophorenkapsel selbst schon gebildet ist und dringt an der Stelle, wo sie der Unterlage aufsitzt, eine Strecke in sie ein (Fig. 248 *A—D*). Den Spermatophoren liegen oft weit kleinere, sog. Nebenspermatophoren dicht an (Fig. 247 *E*), die ebenfalls Spermatozoen enthalten oder frei von ihnen sind und wohl nur mehr nebenbei während der Entstehung der Spermatophoren zur Ausbildung gelangt sind. Die Bildung der Spermatophoren geht in Folge einer besonderen Einrichtung des Vas deferens durch secundäre Abtheilung der vorher zusammenhängenden und schon mit Secret umgebenen Samenmasse vor sich (Grobben, Gilson). Dies gilt für die Einzelspermatophoren, wie wir sie hier kennen lernten, und wie sie nach Grobben den Galatheen und verwandten Formen, den Paguren und Brachyuren zukommen, während bei anderen (Cariden, Lucifer [nach Semper], Astaciden, Thalassiniden und Dromia) einfach die ganze Samenmasse im Vas deferens von einer Hülle umschlossen wird, die entweder schon frühzeitig fest wird, so dass eine recht umfangreiche Samenpatrone zu Stande kommt, oder aber ihre weiche Beschaffenheit bewahrt, so dass einzelne Parthien des Samenleiterinhalts (Spermatozoen mit umgebendem Secret) abgegeben werden können.

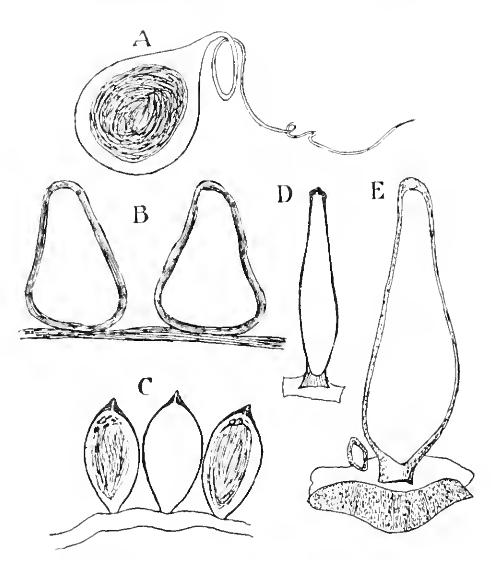


Fig. 247. Spermatophoren *A* eines Ostracoden (Bairdia mediterranea) nach W. Müller, *B* von Scyllarus arctus, *C* Porcellana longicornis, *D* Galathea squamifera, *E* Eupagurus meticulosus (nach Grobben).

Die Uebertragung des Spermas bezw. der Spermatophoren erfolgt unter Benutzung der Copulationsfüsse entweder direct in den weiblichen Leitungsapparat oder dadurch, dass die Spermatophoren in der Nähe der weiblichen Geschlechtsöffnung, zuweilen aber auch an anderen Stellen der Bauchseite des Weibchens befestigt werden; ob auch im letzteren Falle das Sperma in's Innere des weiblichen Körpers gelangt, oder ob die Befruchtung der Eier erst nach ihrer Ablage erfolgt, ist schwer zu sagen; jedenfalls hat man zwischen den vom Weibchen abgegebenen Eiern sowohl Spermatophoren wie auch freie Spermatozoen gefunden (P. Mayer 1877, Grobben u. A.).

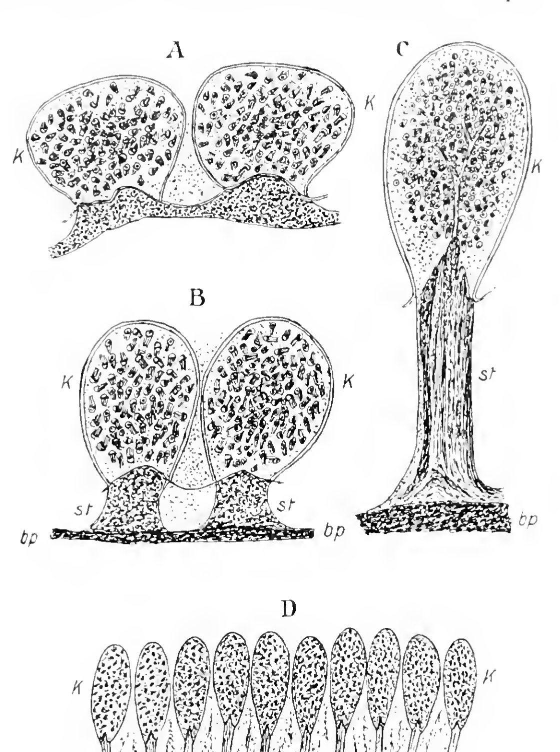


Fig. 248. *A—C* Einige Stadien aus der Entwicklung der Spermatophoren von Pagurus callidus, *D* fast ausgebildete Spermatophoren desselben Krebses (nach Gilson).

bp Basalplatte, *k* Kapsel, *st* Stiel der Spermatophore; die Kapsel ist mit Spermatozoen erfüllt.

Als Spermatophoren würden auch die von O. Sars (1898) zwischen den abgelegten Eiern von Euphausiiden gefundenen „Spermatosphären“ anzusehen sein, welche nach seiner Darstellung mit besonderen Ejaculationscanälen ausgestattet sein sollen. Es sind dies eigenthümliche Gebilde, welche in ihrer Einrichtung mit den Spermatophoren der Dekapoden und der übrigen Krebse nicht recht übereinstimmen. Uebrigens beschrieb Sars früher selbst schlauch- oder flaschenförmige Spermatophoren, ähnlich denen wie sie anderen Crustaceen zukommen, im Samenleiter von Euphausia, und dieselben Gebilde wurden auch von Claus an der Ventralseite des weiblichen Cephalothorax angeheftet gefunden.

Man vermuthet, dass die noch zu besprechende Bewehrung der Spermatozoen der Dekapoden für dieses späte Eindringen in das Ei und die Durchbohrung der Hüllen von Bedeutung ist (p. 446 ff.). Das Oeffnen der Spermatophoren geschieht wohl einfach auf mechanischem Wege, doch hat man es auch auf die Abscheidung von Drüsensecreten zurückgeführt; jedenfalls scheinen besondere Oeffnungen an den Spermatophoren nicht vorgebildet zu sein. Ueber die Art und Weise des Vollzugs der Begattung bei den Dekapoden existirt eine Anzahl von Beobachtungen:

ausser den neueren Mittheilungen von CANO (1893) und BRANDES (1897) verweisen wir auf die ausführliche Darstellung von ORTMANN in Bronn's Classen und Ordnungen des Thierreichs V, II p. 1057 ff. u. 1073.

Das Vorkommen von Spermatophoren ist überhaupt eine bei den Arthropoden sehr verbreitete Erscheinung; so finden sie sich, wenn auch allem Anschein nach weniger häufig, bei den **Arachnoïden.** Eiförmige, an den Polen etwas zugespitzte und seitlich zusammen gedrückte Spermatophoren von 2—2½ mm Länge beschreibt BIRULA (1894) von Galeodes; sie bestehen aus einer recht festen Kapsel, in welcher die Spermatozoen eine regelmässige Lage, mit den Köpfen nach beiden Polen hin, annehmen.

Obwohl die Spinnen im Allgemeinen keine Spermatophoren zu bilden scheinen, fand BERTKAU solche in den Tastern des Männchens, sowie in den Samentaschen des Weibchens von Segestria in Form runder Ballen, die aus einer homogenen, glashellen Masse gebildet waren und etwa 80—100 Spermatozoen enthielten. Für gewöhnlich scheint der Samen ohne Vermittlung von Spermatophoren in die Höhlung des Tasterendglieds aufgenommen und von diesem in die weibliche Samentasche übergeführt zu werden. Spermatophoren von kugliger oder flaschenförmiger Gestalt sollen auch bei den Acarinen (bei Hydrodroma nach SCHAUB (?) 1888 und Curvipes nach KOENIKE 1891) vorkommen, und hier dient ebenfalls eine Extremität, in diesem Falle (Curvipes) das dritte Fusspaar, zur Uebertragung des Samens.

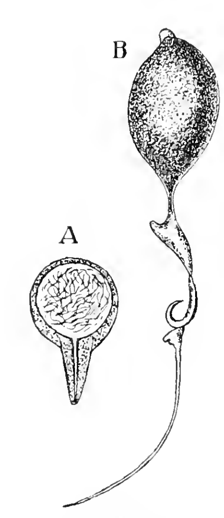


Fig. 249. Spermatophoren *A* von Decticus verrucivorus, *B* von Gryllus campestris (nach v. SIEBOLD u. LESPÈS).

Mit Hilfe von Extremitäten, den sog. Copulationsfüssen, bewerkstelligen auch die **Myriopoden** (Diplopoden) die Uebertragung des Samens in die Vulven des Weibchens (VOM RATH). Spermatophoren sind übrigens auch bei den Myriopoden vorhanden und stellen bei den Chilopoden rundliche bezw. stumpf-kegelförmige Kapseln von 1—3 mm Durchmesser dar (FABRE, GILSON), die anscheinend in einer sehr merkwürdigen Weise in den Körper des Weibchens übertragen werden. Das Männchen (von Geophilus convolvens) spinnt auf dem Boden ein aus spärlichen Fäden bestehendes Netz, worauf die Spermatophoren deponirt werden, welche dann allem Anschein nach selbstständig vom Weibchen aufgenommen werden, da sich seine Samentasche von Sperma erfüllt zeigt (FABRE).

Die Spermatophoren, welche sich bei den **Insecten** finden, werden bei der Begattung direct in die weiblichen Leitungswege und sodann in das Receptaculum seminis übertragen. Zum Theil handelt es sich dabei um jene schon früher erwähnten Zusammenjochungen oder um die durch eine centrale Klebmasse verbundenen Complexe von Spermatozoen (Fig. 241 A—C), doch pflegt man diese, wie erwähnt, nicht als eigentliche Spermatophoren anzusprechen, sondern sie können ihrerseits wieder in festeren Kapseln enthalten sein (Fig. 249 A). Das bekannteste Beispiel hierfür bieten die Heuschrecken (Decticus, Locusta), bei denen schon v. SIEBOLD die Spermatophoren als birnförmige oder flaschenförmige Körper von ungefähr Stecknadelkopfgrösse (1—2 mm Durchmesser) beschrieb (Fig. 249 A). Etwas complicirter sind die Spermatophoren bei den Grillen gebaut, was wohl mit ihrer

besseren Unterbringung und Befestigung in der Vagina zusammenhängt. Die (ohne den Faden) etwa 4 mm lange Spermatophore von Gryllus campestris besteht aus einer ziemlich umfangreichen und festen Kapsel, welche sich in einen Stiel fortsetzt (Fig. 249 B); letzterer trägt seitlich zwei Lamellen und ist in Verbindung mit diesen durch den Besitz zweier Haken ausgezeichnet; ausserdem verlängert er sich in einen Faden. Dieser so complicirt gestaltete Samenbehälter wird bei der Begattung in die Vagina eingeführt, wo er wohl erweicht bezw. durch Druck gesprengt wird, so dass die in der Kapsel enthaltene Samenflüssigkeit in den Leitungsgang gelangt (Lespès).

Wir erwähnen nur noch das Verhalten von Apis mellifica, bei welcher das zur Begattung reife Männchen die recht umfangreiche, ei- bis birnförmige „Samenpatrone" im Grunde des Penis trägt, damit sie bei der Begattung sofort in den weiblichen Körper übergeführt werden kann. Auch bei Melolontha liegt die übrigens hier schlanke und zarte Spermatophore in einer Erweiterung des Peniscanals und wird nach vollzogener Begattung in der Bursa copulatrix des Weibchens gefunden (Boas).

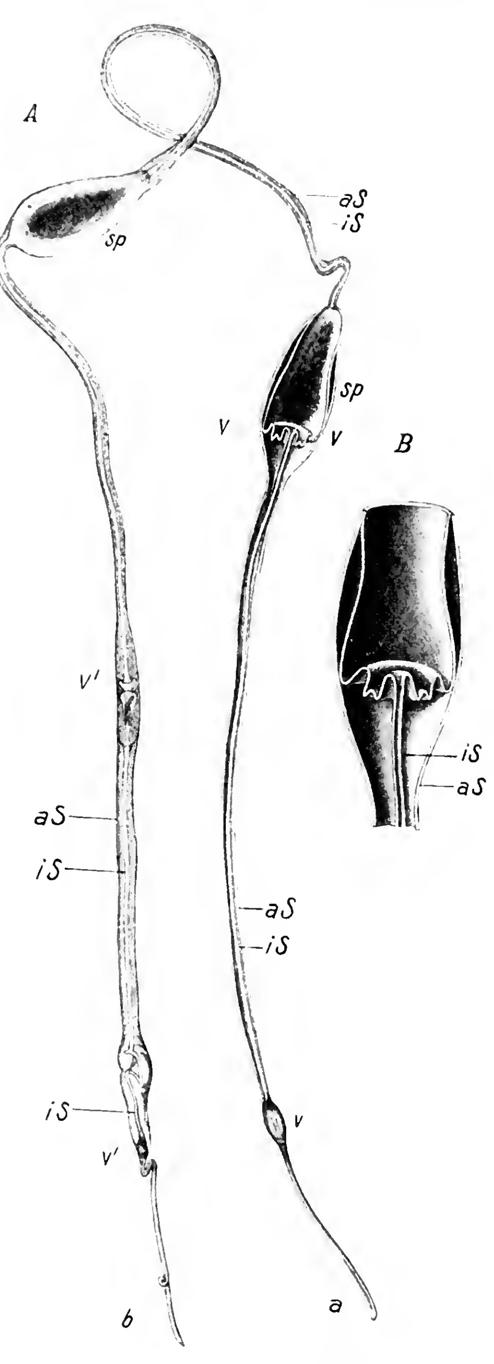


Fig. 250. *A* Spermatophore von Peripatus Edwardsii in noch nicht völlig ausgebildetem Zustand, *B* Stück derselben bei *V* (nach v. Kennel).

a distales, *b* proximales Ende, *aS* und *iS* äusserer und innerer Schlauch, *sp* Spermamasse, *v* und *v'* Verschlussstellen, *V* und *V'* durch Ringfaltenbildung zu Stande gekommene Verschlussvorrichtungen.

Bei allen den genannten Arthropoden bleibt der Bau der Spermatophoren ein verhältnissmässig einfacher; anders verhält sich dies jedoch nach den Beobachtungen v. KENNEL's bei den **Onychophoren.** Es wurde bereits erwähnt, dass bei diesen Thieren die Spermatophoren aussen am Körper befestigt werden können, ähnlich wie wir dies bereits von Polycladen und Hirudineen hörten (p. 428 ff.). Dies geschieht z. B. an der Rückenfläche des Weibchens von Peripatus capensis, in dessen Leibeshöhle, d. h. ausserhalb der Hohlräume des Geschlechtsapparats, auch freie Samenfäden gefunden wurden (MOSELEY, SEDGWICK). Die Spermatophoren von P. capensis werden als kleine rundliche, von einer structurlosen Kapsel gebildete Körper beschrieben, während sie bei P. Edwardsii und novaezealandiae lange Schläuche darstellen, deren feste Wand mehrschichtig ist (GAFFRON, SHELDON). Bei P. Edwardsii werden sie nach GAFFRON bis 4 cm lang und erlangen nach VON KENNEL's bisher nicht publicirten Beobachtungen eine Complication im Bau, welche an diejenige der Spermatophoren bei den Cephalopoden heranreicht oder sie in mancher Beziehung noch übertrifft und mit ihnen überhaupt (Fig. 252) eine gewisse Aehnlichkeit zeigt. Wir halten uns im Folgenden an die Angaben, welche wir Herrn Professor VON KENNEL ebenso wie die umstehenden Zeichnungen verdanken. Danach besteht die Spermatophore der Hauptsache nach aus einem dünnwandigen Schlauch, der in einem dickwandigen eingeschlossen ist; an zwei Stellen sind in eiförmigen Auftreibungen die Spermamassen enthalten (Fig. 250 *A, sp*), und hier erscheint die Wand in Folge der durch die Auftreibung verursachten dichten Aneinanderlagerung beider Schlauchwände einfach. Die ganze Spermatophore ist gelbbraun bis dunkelbraun gefärbt und liegt so im Ductus ejaculatorius, dass das Ende *a* der Geschlechtsöffnung zugewendet, das andere *b* gegen die Einmündung der Vasa deferentia zu gelegen ist. In der Nähe des distalen Endes (bei *v*) gehen beide Schläuche in einander über, und in Folge Ausfüllung mit der Chitinsubstanz schwindet hier das Lumen, während weiter distal wieder ein enger Canal auftritt. Am anderen Ende ist der innere Schlauch bei *v'* am Grunde einer glockenförmigen Erweiterung des äusseren Rohrs abgeschlossen, während sich letzteres noch weiterhin in einen dünnen, hohlen Faden fortsetzt (*b*). Eine Strecke weiter gegen das distale Ende hin befindet sich bei *V'* eine durch Ringfaltenbildung hervorgerufene Verschlusseinrichtung, und eine ganz ähnliche (*V*) liegt noch mehr nach dem distalen Ende zu dicht an dem betr. Spermabehälter; die Beschaffenheit und das Zustandekommen dieser „Ventilvorrichtungen", wie sie v. KENNEL nennt, ergibt sich aus der bei stärkerer Vergrösserung dargestellten Gegend *V* des Spermatophors (Fig. 250 *B*).

Die hier gegebene Darstellung bezieht sich auf jüngere Spermatophoren, die noch durchsichtig sind; v. KENNEL lässt es unentschieden, ob die Ringfaltenbildung an den sogen. Verschlussvorrichtungen später in Folge des Drucks der Samenmasse ausgeglichen wird oder erhalten bleibt. Darüber, wie die Spermatophoren übertragen werden, und welche Bedeutung die von KENNEL beschriebene Differenzirung ihrer einzelnen Parthien besitzt, sowie über eine möglicher Weise ähnliche Beschaffenheit der Spermatophoren von Peripatus novaezealandiae fehlen unseres Wissens nähere Angaben, und es wäre von Interesse, hierüber Genaueres zu erfahren.

Wir lernten bereits bei recht verschiedenartigen Abtheilungen des Thierreichs Spermatophoren kennen; sie finden sich, wenn auch längst nicht so verbreitet wie bei den Arthropoden, bei den Mollusken und erlangen hier, und zwar speciell bei den Cephalopoden, eine ganz besonders vollkommene Ausbildung. Unter den **Gastropoden** scheinen sie besonders regelmässig den Stylommatophoren zuzukommen, bei denen sie schlauchförmige, gelegentlich auch etwas abgeplattete oder korkzieherartig gewundene Gebilde darstellen, die aussen mit verschiedenartigen Erhebungen, Stacheln und umgebogenen Dornen versehen sein können (so z. B. bei Amalia gagates nach A. Krause); sie sind von recht verschiedener Länge; bei der erwähnten Amalia z. B. messen sie 9 mm, bei Arion empiricorum 15 bis 20 mm, bei Helix pomatia dagegen bis zu 130 mm. Für ihre Herstellung erscheint ein besonderer Abschnitt des Vas deferens etwas erweitert und mit Drüsenzellen reichlich ausgestattet, die sog. Patronenstrecke; wie ihre Form überhaupt von derjenigen der Geschlechtstheile beeinflusst ist; so wiederholen die sehr langen Spermatophoren von Helix pomatia ungefähr die Form des Flagellums (Fig. 251 *A*); an ihnen unterscheidet man einen stärkeren cylindrischen Abschnitt mit einer Anschwellung, welche im Wesentlichen die Spermatozoen enthält; daran schliesst sich ein langer, immer dünner werdender Faden an (Fig. 251 *A*). Die ganze Spermatophore besteht aus einer elastischen zähen Masse. Bei der Begattung werden diese Spermatophoren von den beiden Individuen ausgetauscht und in die Vagina bezw. die Samentasche eingeführt (Keferstein und Ehlers, P. Fischer).

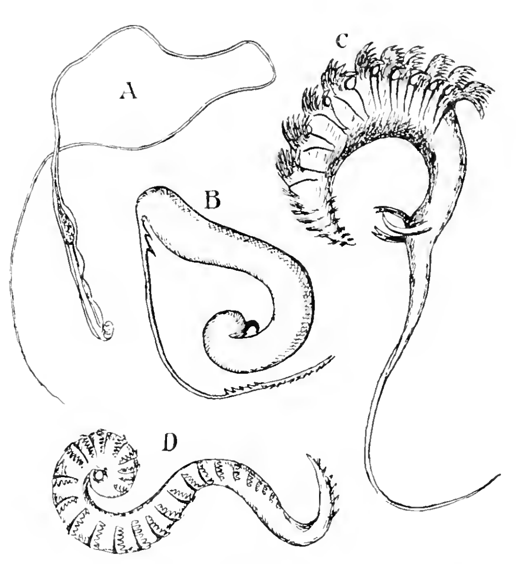


Fig. 251. Spermatophoren *A* von Helix pomatia, *B* von Parmacochlea Smithi, *C* von Parmarion Weberi, *D* von Microparmarion Fruhstorferi nach Keferstein-Ehlers (*A*) und Simroth (*B—D*).

Bei einigen Pulmonaten, z. B. den von Simroth beschriebenen ausländischen Nacktschnecken Parmacochlea, Parmarion und Microparmarion, erlangen die Spermatophoren eine recht eigenartige Gestaltung (Fig. 251 *B—D*). Die der erstgenannten Schnecke bestehen aus einer schlauchförmigen Hülse, welche das Sperma enthält und vorn kurz umgebogen ist: dort sitzt ihr ein kurzes schnabelförmiges Stück auf, während sie hinten in einen mit Stacheln bewehrten, fädigen Anhang übergeht (Fig. 251 *B*). Recht eigenthümlich geformt erscheint die Spermatophore von Parmarion, indem die Kapsel mit rippenartigen Verdickungen und gespaltenen Anhängen, sowie Dornen

reich besetzt ist (Fig. 251 *C*); da, wo sie in den Faden übergeht, trägt sie noch einige kräftige Dornen. Die (im gekrümmten Zustand 5 mm lange) Spermatophore von Microparmarion ist ungefähr spindelförmig und trägt Querreihen kurzer einfacher Stacheln (Fig. 251 *D*). Man darf annehmen, dass alle diese Einrichtungen für die Uebertragung bezw. für eine gewisse, wenn auch nur sehr vorübergehende Befestigung innerhalb der weiblichen Genitalien nöthig sind.

Die grösste Vollkommenheit und einen höchst complicirten Bau erlangen die Spermatophoren bei den **Cephalopoden**, es sind dies die bekannten, etwa 15—20 mm langen sog. Needham'schen Schläuche (Fig. 252), welche schon SWAMMERDAM kannte, und die dann von NEEDHAM, MILNE-ERDWARDS, VAN DER HOEVEN, DUVERNOY, RACOVITZA 1894 u. A. genauer beschrieben wurden. Verhältnissmässig einfach scheinen die Spermatophoren noch bei Nautilus gebaut zu sein, wo sie ausserordentlich (340 mm) lange und dünne Röhrchen darstellen, die vielfach zusammengerollt und in eine Kapsel von ovaler Form eingeschlossen sind; allerdings lassen sich nach der von VAN DER HOEVEN und BOOGAARD gegebenen Darstellung im Innern der dünnen Röhren noch weitere Differenzirungen wahrnehmen, die freilich einer genaueren Untersuchung bedürfen und eine solche unseres Wissens bisher nicht erfahren haben. Bei den Dekapoden und Octopoden haben wir es mit einzelnen Schläuchen von recht complicirtem, übrigens bei den einzelnen Arten ziemlich übereinstimmendem Bau zu thun; dieselben können (z. B. bei Octopus vulgaris) eine Länge von 53 mm erreichen.

An diesen Spermatophoren lässt sich ein in einen Faden verlängertes sog. orales und ein stumpfes aborales Ende unterscheiden, welches letztere gegen die Oeffnung des Penis gerichtet ist, und mit welchem voran die Spermatophoren aus der sie beherbergenden Needham'schen Tasche austreten, während das freie Ende des Fadens wohl vorher im Grunde der Tasche angeheftet war (RACOVITZA). Der mehrfach gewundene, zarte Faden verbindet sich durch eine Membran mit dem oralen Ende der Spermatophore (Fig. 252). Diese selbst stellt im Wesentlichen eine etwas gekrümmte cylindrische Kapsel dar, von welcher ungefähr die hinteren beiden Drittel als Samenbehälter dienen, während das vordere Drittel von dem Ejaculationsapparat eingenommen wird. Die Kapsel besteht aus drei dicht an einander liegenden Schichten: 1. der festen und elastischen, mehrschichtigen Tunica externa (Fig. 252 B *te*), die bei dem späteren Heraustreiben der Samenmasse eine wichtige Rolle spielt, 2. der dickeren Tunica media (*tm*) von gelblicher Farbe und weicher Consistenz, die im Wasser aufquillt und ihrerseits wieder von einem äusserst zarten äusseren und inneren Häutchen begrenzt ist, 3. der dünnen und sehr elastischen Tunica interna (*ti*).

Ausser den genannten, für das Austreiben wichtigen Schichten der Kapsel ist die Samenmasse selbst noch von zwei Hüllen umgeben. Der Samenbehälter reicht nicht ganz bis hinten, sondern lässt hier einen freien Raum übrig, in welchem ein kurzes, gewundenes Filament vom Gipfel des Samenbehälters nach hinten zieht (Fig. 252 *B fi*). Vor dem Samenbehälter liegt ein pfropfenartiger Körper unbekannter Natur und an ihn schliesst sich nach vorn der Ejaculationsapparat an, bestehend aus dem gewundenen Fadenknäul („tortillon"), welcher das vordere

Ende bildet und nach hinten in einen Strang übergeht, der sich seinerseits in ein pfropfenartiges Gebilde fortsetzt (Fig. 252 *B*); von dem letzteren geht durch den erstgenannten pfropfenartigen Körper hindurch ein verbindender Faden (das Connectiv) nach dem vorderen Ende des Samenbehälters. Bei den Spermatophoren anderer Cephalopoden, z. B. bei Sepia, scheinen diese Verhältnisse etwas klarer zu liegen als bei der von RACOVITZA besonders eingehend studirten und deshalb auch hier als Beispiel gewählten Rossia, indem das verbindende Connectiv zwischen dem vorderen Pfropfen und dem Samenbehälter sehr deutlich hervortritt (Fig. 252 *A*); das Vorderende des Ejaculationsapparats gleicht hier einigermaassen der Schnecke an der Violine.

Die Entladung der Samenpatrone erfolgt bald nach der Uebertragung auf das Weibchen durch Aufrollen des vorderen Fadenknäuls, wodurch ein Vordrängen zunächst des Pfropfens und dann der übrigen inneren Theile veranlasst wird; doch wirkt hierbei als ein wichtiges Agens vor Allem auch die Elasticität der Kapselwand mit, durch welche ein Druck auf die inneren Theile ausgeübt wird; diese werden schliesslich wie ein Handschuhfinger nach aussen umgestülpt, so dass die inneren Membranen nunmehr nach aussen zu liegen kommen. Eingeleitet wird der ganze Vorgang allem Anschein nach durch die Quellung des vorderen Fadenknäuels in Folge der Wirkung des umgebenden Wassers.

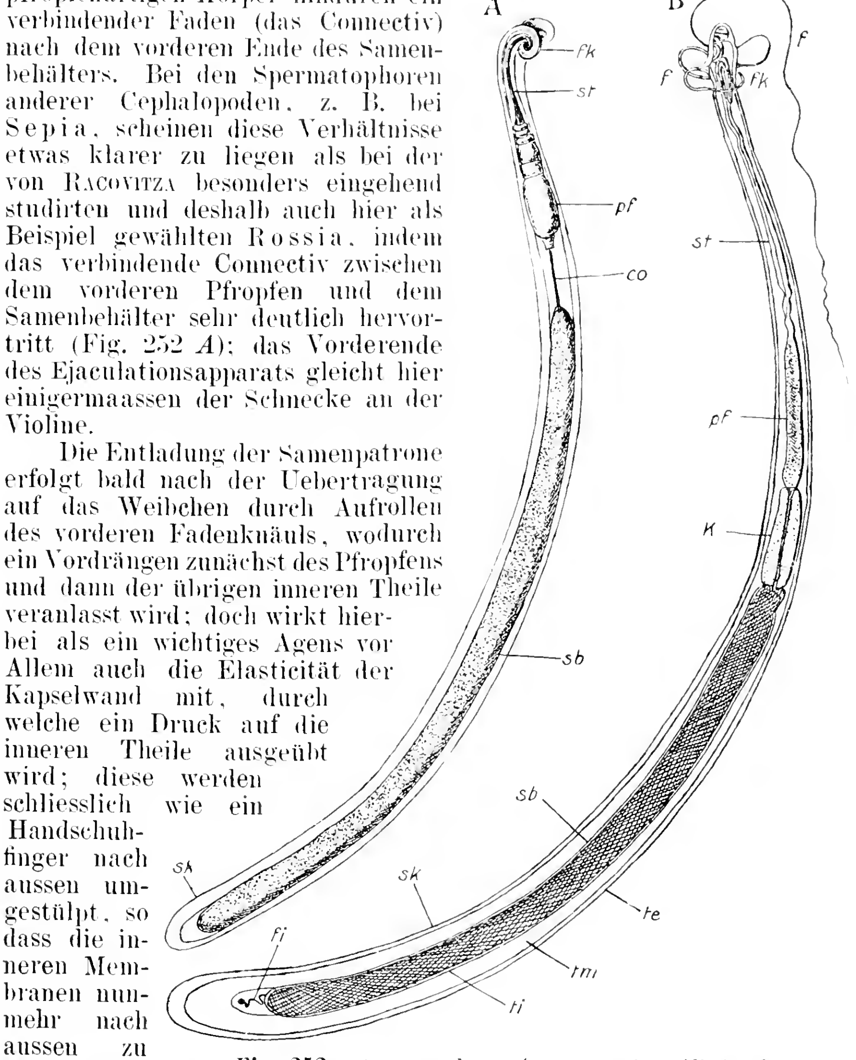


Fig. 252. Spermatophore *A* von Sepia officinalis (nach MILNE-EDWARDS), *B* von Rossia macrosoma (nach RACOVITZA). *co* Connectiv, *f* Faden und *fk* Fadenknäuel am Vorderende, *fi* Filament, welches den Samenbehälter mit der Spermatophorenkapsel verbindet, *pf* vorderer Pfropf, dahinter der pfropfähnliche Körper (*k*), *sb* Samenbehälter, *sk* Spermatophorenkapsel, *st* strangartiger Körper zwischen Fadenknäuel und Pfropf, *te*, *ti* und *tm* äussere, innere und mittlere Schicht der Samenkapsel.

Die Uebertragung der Spermatophoren auf das Weibchen erfolgt

bei den einzelnen Cephalopoden auf etwas verschiedene Weise. Aus dem Ende des männlichen Leitungsweges (bezw. Penis) gelangen sie in die Mantelhöhle und durch den Trichter nach aussen, wo sie von dem Hectocotylusarm in Empfang genommen werden; dieser kann sie dann direct in die weibliche Geschlechtsöffnung befördern, so dass die Spermatozoen aus den geöffneten Spermatophoren ohne Weiteres in den weiblichen Leitungsapparat gelangen (Octopus), oder sie werden durch ihn vorläufig erst an bestimmten Stellen des weiblichen Körpers befestigt. Wir theilten einiges darauf Bezügliche bereits im Speciellen Theil (I. Aufl. p. 1096) mit und möchten hier auf die betreffenden Ausführungen hinweisen. Neuerdings hat RACOVITZA diesen merkwürdigen und interessanten Verhältnissen seine besondere Aufmerksamkeit gewidmet, so dass wir auch auf diese Publicationen verweisen können.

Bei den Wirbelthieren findet sich ebenfalls noch, wenn auch allerdings nur ganz vereinzelt, die Uebertragung des Samens durch Spermatophoren; dies ist bei den daraufhin sehr genau beobachteten

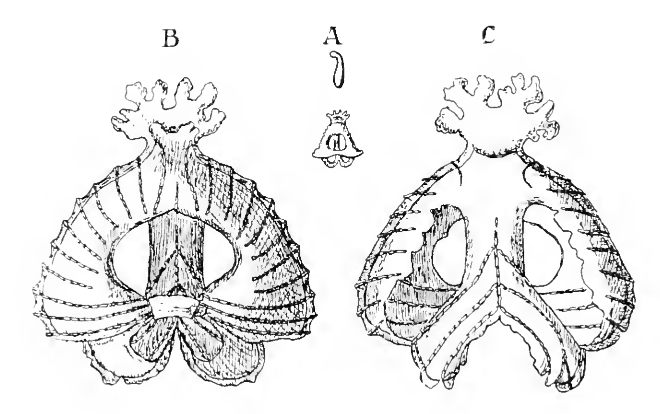


Fig. 253. Spermatophore von Triton alpestris. *A* die stiftförmige Samenmasse und die glockenförmige Gallerthülle in natürlicher Grösse. *B* und *C* die Gallerthülle mit ihren Ausschnitten von den beiden entgegengesetzten Seiten gesehen (bei ungefähr 6facher Vergrösserung) (nach ZELLER).

Urodelen der Fall (STIEDA 1875, GASCO 1881, ZELLER 1890, BEDRIAGA 1882, 1893, R. FICK 1893). Die (einen bis mehrere Millimeter lange) Spermatophore ist bei den einzelnen Species etwas verschieden gestaltet, sie pflegt aus einer etwa kegel- oder glockenförmigen Gallerthülle und der an ihrem schmalen Ende aufgesetzten, stiftförmigen Samenmasse zu bestehen (Fig. 253 *A*). FICK vergleicht sie beim Axolotl einem umgekehrten Blumenstrauss mit reich gefältelter Manschette, dessen Stiel auch hier wie bei anderen Schwanzlurchen von dem an der Spitze häkchenförmig umgebogenen Samenstiftchen gebildet wird. Für Triton beschreibt ZELLER die Gallertmasse, welche in der Cloakenhöhle gebildet wird und deren Form wiederholen soll, als ein ziemlich complicirtes, von ihm ebenfalls als glockenförmig bezeichnetes Gebilde, bezüglich dessen wir nur auf die hier wiedergegebenen Figuren 253 *A* u. *B* verweisen.

Der lose Zusammenhang des „Samenstiftchens“ mit der gallertigen Unterlage, welche die Hauptmasse der Spermatophore bildet, steht offenbar im Zusammenhang mit dem höchst eigenartigen Vollzug der Begattung bei manchen Urodelen (Triton, Glossoliga, Amblystoma). Nach längerem Begattungsspiel setzt das Männchen

mehrere Spermatophoren auf dem Boden ab und das dem Männchen folgende Weibchen streicht mit den Cloakenrändern den Samenstift ab, hebt ihn aus der Gallerthülle heraus und nimmt ihn direct in die Cloake auf (Axolotl) oder trägt ihn zunächst nur an der geschlossen bleibenden Cloake mit sich, worauf das Sperma dann aber ebenfalls bald in das Innere der Cloake gelangt (Triton nach Zeller). Der Vorgang erinnert an denjenigen bei den Chilopoden, falls er sich dort thatsächlich in der weiter oben (p. 434) angegebenen Weise vollzieht. Uebrigens verhalten sich nicht alle Urodelen bezüglich ihrer Begattung so eigenthümlich; bei einigen der bisher daraufhin beobachteten Schwanzlurche (Megapterna, Molge und wohl auch Salamandra maculosa) werden die Spermatophoren von dem mit dem Weibchen vereinigten Männchen direct von Cloake zu Cloake übertragen (Bedriaga).

Die vorstehenden Ausführungen, welche übrigens durchaus keinen Anspruch auf Vollständigkeit erheben, was ausdrücklich bemerkt werden soll, zeigen doch immerhin, wie verbreitet die Uebertragung des männlichen Zeugungsstoffes mit Hilfe von Spermatophoren im Thierreich ist.

B. Abweichende Spermatozoenformen.

1. Spermatozoen von Zellencharacter.

a. Geschwänzte Spermatozoen einer Meduse.

Es wurde schon früher hervorgehoben, dass dem Spermatozoon wie dem Ei der Werth einer Zelle zukommt, doch tritt dies bei den geisselförmigen Spermatozoen nicht ohne Weiteres in die Erscheinung. Immerhin scheinen auch unter ihnen solche vorzukommen, bei denen sich die Zellennatur leichter feststellen lässt. So sollen die Spermatozoen einiger Medusen und Siphonophoren (Tealia, Halistemma u. a.) im fast reifen, möglicher Weise sogar ganz ausgebildetem Zustand in Form einer wirklichen Geisselzelle erscheinen, indem sich der Kopf nicht als blosses Kernderivat, sondern vielmehr als Zelle mit Kern und Cytoplasma darstellt, woran die Geissel ansitzt. Der Kopf ist ein kugliges Gebilde, in welchem ein ziemlich umfangreicher, nach vorn zugespitzter Körper liegt (Fig. 254 *A*). Diese Parthie dürfte jedenfalls dem Kopf (und Spitzenstück?) anderer Spermatozoen entsprechen und aus dem Kern hervorgegangen sein. Daneben liegt noch ein weniger umfangreicher Körper, den man auf den Nebenkern der Spermatocyte zurückgeführt hat. Die Geissel setzt sich mittelst eines Endknöpfchens an den centralen Körper (Kopf) an. Ein Mittelstück von normaler Lage ist, abgesehen von dem Endknöpfchen, nicht nachzuweisen, denn ob der neben dem „Kopf" gelegene Körper derartig aufgefasst werden darf, ist doch sehr zweifelhaft.

Geht der Cytoplasmamantel des Kopfs verloren, so bleiben die genannten Theile wie auch ein kleines, stark lichtbrechendes Kügelchen dennoch erhalten (Fig. 254 *B*). Pictet u. Ballowitz (1891 u. 1894) sprechen sich ziemlich übereinstimmend dahin aus, dass bei dieser bemerkenswerthen Spermatozoenform die Bestandtheile der Zelle als solche

deutlich erkennbar auch bis zum Reifezustand erhalten blieben, obwohl man von vornherein diejenigen Spermatozoen für noch nicht ausgereift halten möchte, welche den von Cytoplasma umgebenen Kopf aufweisen (Fig. 254 *A*).

b. Die Spermatozoen der Turbellarien.

Auch von den Turbellarien werden Spermatozoen beschrieben, bei welchen der Kern noch im ausgebildeten Zustand deutlich unterscheidbar sich von dem umgebenden Cytoplasma abheben soll. Die Form der Samenfäden kann bei den Turbellarien überhaupt eine abweichende sein, wenn sie auch entschieden dem Typus der ge-

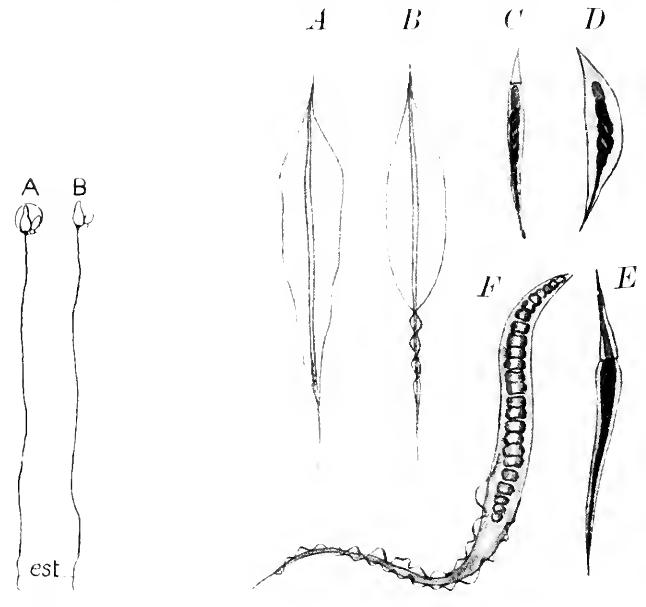


Fig. 254. Fig. 255.

Fig. 254. Spermatozoen von Tealia crassicornis. *A* Kopf, von der Protoplasmahülle umgeben, die in *B* nicht mehr vorhanden ist. Am Kopf der Nebenkern und Zwischenkörper sichtbar, ebenso das Endknöpfchen; *est* Endstück (nach E. Ballowitz).

Fig. 255. Spermatozoen *A* u. *B* von Plagiostoma Girardi (lebend aus der Samenblase), *C* von Plagiostoma sulphureum, gefärbt, *D* von Plagiostoma maculatum, *E* von Pl. bimaculatum, *F* von einer marinen Acöle (nach Repiachoff), *A*—*E* nach Böhmig.

schwänzten Spermatozoen zuzurechnen sind und denselben sogar in vielen Fällen ganz rein zur Ausbildung bringen. In anderen Fällen ist dieser weit weniger ausgeprägt oder tritt stark und fast gänzlich zurück (s. v. Graff 1882, Böhmig 1890 u. A.).

Von einer acölen Turbellarie beschreibt Repiachoff (1893) Spermatozoen mit einem sehr umfangreichen spindelförmigen Kopfabschnitt, welcher allem Anschein nach, ohne sich besonders abzusetzen, in den ungefähr ebenso langen oder wenig kürzeren Schwanz übergeht (Fig. 255 *F*). Letzterer ist jederseits mit einer undulirenden Membran versehen; im Kopf liegt eine Reihe stark lichtbrechender Körner, welche zunächst etwa den Eindruck der Inhaltskörper bei den noch zu beschreibenden spindelförmigen Spermatozoen der Prosobranchier

(Fig. 272 p. 463) hervorruft, hier jedoch ganz direct vom Kern herstammen soll. Wenn sich dies so verhält und man thatsächlich fertig ausgebildete Spermatozoen vor sich hat, so würden sich dieselben als Geisselzellen mit Protoplasmaleib und Kern darstellen. Eine ziemlich weitgehende Uebereinstimmung im Bau des Kopfes dieser Spermatozoen ist mit demjenigen von Myzostoma vorhanden (Wheeler, vgl. oben p. 405).

Die bei vielen Turbellarien verbreitete typische Form der geschwänzten Spermatozoen wird dadurch modificirt, dass der Kopfabschnitt sehr umfangreich, der Schwanz dagegen kurz wird und dem langen Kopftheil schliesslich nur als ein unansehnlicher, dünner Faden anhängt. Wenn auch dieser nicht mehr vorhanden ist und der Uebergang des vorderen kolbigen Abschnittes nach hinten ganz allmälig erfolgt, auch die Zusammensetzung beider sich als sehr übereinstimmend erweist, lässt sich füglich von einem Kopf- und Schwanztheil nicht mehr sprechen, und das Spermatozoon erscheint schliesslich nur noch als ein ziemlich gestrecktes spindelförmiges Gebilde (Fig. 255 *C* u. *E*). Der Unterschied zwischen Kopf und Schwanz wird fernerhin dadurch verwischt, dass der undulirende Saum auch auf den vorderen Abschnitt übergeht, ja ganz speciell diesem zukommt (Fig. 255 *A* u. *B*). Im Innern dieser Spermatozoen findet sich ein ziemlich umfangreicher axialer Körper, der stark färbbar ist und allem Anschein nach aus dem Kern hervorgeht (Fig. 255 *C*—*E*). Er kann gerade gestreckt, aber auch spiralig gewunden sein; nach hinten schliesst sich ihm eine Art von Axenfaden an. Am Vorderende können diese Samenfäden noch eine besondere Differenzirung in Form eines sehr spitz zulaufenden conischen Ansatzes aufweisen, dessen Innenkörper weniger stark färbbar ist (Fig. 255 *C*—*E*). Dieses Gebilde erinnert jedenfalls sehr an das Spitzenstück anderer Spermatozoen: es soll übrigens nucleären Ursprungs sein, und zwar der achromatischen Substanz des Kerns entstammen, wie angegeben wird.

Es sind ausserdem noch weitere abweichende Spermatozoenformen der Turbellarien beschrieben worden, z. B. solche, bei denen der vordere Abschnitt eigenthümlich kolbig oder walzenförmig anschwillt und noch mannigfache Besonderheiten an ihnen hervortreten, doch bedürfen alle diese Dinge noch eines eingehenderen Studiums, um sie dem Verständniss näher zu bringen. Wir verweisen auf v. Graff's Monographie der Rhabdocölen und Böhmig's Untersuchungen über einzelne Genera derselben, wo diese abweichenden Formen (zum Theil auch mit ihrer Bildungsweise) beschrieben sind.

c. Die Samenzellen der Cladoceren.

Die Zellennatur tritt bei den nicht geisselförmigen Spermatosomen oftmals weit klarer hervor, und dies um so mehr, als dieselben zumeist eine ungleich bedeutendere Grösse besitzen. Ein sehr gutes Beispiel hierfür liefern die Crustaceen und unter ihnen besonders die Cladoceren. Einige von ihnen haben Spermatosome von kugelförmiger Gestalt und sehr grossem Umfang; bei Bythotrephes misst die Samenzelle nicht weniger als 0,11—013 mm im Durchmesser, und da sie einen hellen bläschenförmigen Kern mit Samenkörperchen besitzt, so ist die Aehnlichkeit mit einem Ei thatsächlich eine sehr grosse (Fig. 256 *A* u. *B*).

Derartige kugelförmige und grosse Spermatozoen werden auch bei anderen Crustaceen angetroffen (Thysanopus, Squilla). Ihre einfache Gestaltung hängt offenbar damit zusammen, dass sie mehr oder weniger nahe mit dem Ei in Berührung gebracht werden und ihre Vereinigung mit ihm alsbald vollziehen können, ohne es erst aufsuchen zu müssen. In dieser Beziehung hat besonders WEISMANN (1879) an den Daphnoiden eine Reihe biologisch interessanter Beobachtungen gemacht. Je nachdem die Vereinigung der Samenzelle mit dem Ei mit grosser Sicherheit erfolgt oder nicht, zeigen die Spermatosome eine einfachere Form und bedeutendere Grösse, und im anderen Falle eine Complication ihrer Gestalt etwa durch Bildung von Fortsätzen, sowie eine weit geringere Grösse, verbunden mit einer grösseren Anzahl der erzeugten Samenzellen. So bringt das Männchen von Bythotrephes, Daphnella u. a. nur wenige der grossen, runden Spermatosome hervor, und obwohl häufig, so bei Daphnella, nur eine einzige Samenzelle bei der Begattung in den Oviduct des Weibchens hineingebracht wird, so erfolgt doch die Befruchtung mit grosser Sicherheit, da besondere

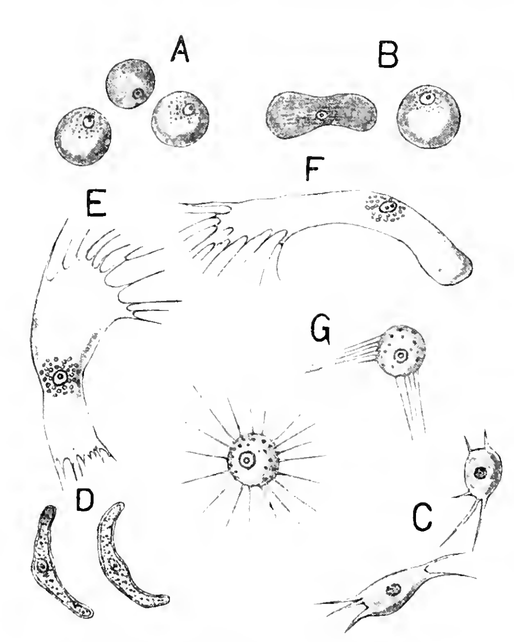


Fig. 256. Samenzellen verschiedener Cladoceren. *A* Latona setifera, *B* Daphnella brachyura, *C* Polyphemus pediculus, *D* Moina paradoxa, *E* u. *F* Sida crystallina, *G* Moina rectirostris (nach LEYDIG). *C* nach O. ZACHARIAS, die übrigen Figuren nach WEISMANN.

Einrichtungen getroffen sind, welche ein Verlorengehen der Samenzellen verhindern. Dieses ist auch der Fall, wenn die Uebertragung in dem zum geschlossenen Brutbehälter umgewandelten Schalenraum erfolgt (Bythotrephes). Anders verhält es sich jedoch, wenn das Sperma in die Ephippialhöhle eingespritzt wird; dann ist die Ueberführung keine so vollkommene wie in den beiden anderen Fällen, und beim blossen Anlegen des Postabdomens an die Oeffnung des Brutraums oder, wenn es tiefer eingeführt wird, beim Herausziehen aus demselben, kann leicht eine Anzahl von Spermatosomen verloren gehen und vom Wasser herausgeschwemmt werden. Aus diesem Grunde wird bei denjenigen Daphnoiden, welche die letztere Form der Begattung aufweisen, die Zahl der Spermatosome bedeutend vermehrt und in Folge dessen auch ihre Grösse stark vermindert (Daphnia, Simocephalus u. a.). Gleichzeitig und zu demselben Zweck tritt auch eine Umformung der Spermatosome ein, die stäbchen- oder sichelförmig werden oder auch verschiedenartig geformte Fortsätze erhalten (Fig. 256 *C*—*G*). Letztere strahlen ent-

weder ringsum sonnenförmig aus (*G*), oder das Spermatosom streckt sich bandförmig, wobei seine Enden wie ausgefranst erscheinen (*E* u. *F*); auch können die Fortsätze unregelmässig am Spermatosom vertheilt sein, so dass es fast das Ansehen einer Amöbe erhält (Fig. 256 *C*). Uebrigens sollen diese Samenzellen auch amöboide Bewegungen ausführen können und ihre Form dadurch recht bedeutend zu verändern vermögen, wie man dies bei Polyphemus beobachtete (O. Zacharias 1885), dessen Spermatosome sich von einer gänzlich runden bis zu einer lang bandförmigen und gelappten Gestalt umzuformen vermögen, vorausgesetzt, dass es sich hierbei nicht theilweise um Kunstproducte gehandelt hat.

Bei der Befruchtung scheint der ganze Körper dieser Samenzellen mit dem Ei zu verschmelzen. Da sich nun, wenn es möglich, d. h. mit der Function der Samenzelle vereinbar ist, deren Masse beträchtlich vergrössert, so wird man daraus schliessen dürfen, dass hierin ein Vortheil für die weitere Entwicklung liegt und also nicht nur der Kern der Samenzelle, sondern möglicher Weise auch deren Cytoplasma von Bedeutung ist. Bei dem für gewöhnlich äusserst geringen Umfang der geisselförmigen Spermatozoen tritt dieser Gesichtspunkt ganz zurück; auch geht bei ihnen der dem Cytoplasma entsprechende, sehr stark differenzirte Schwanzfaden zumeist gänzlich ungenützt verloren.

Wie bei den Cladoceren finden sich auch bei anderen Phyllopoden Spermatozoen von deutlichem Zellencharacter; so erscheinen diejenigen von Branchipus als fast kuglige Gebilde mit einem deutlichen Kern in der Mitte. Bewegungen liessen sich an ihnen nicht wahrnehmen (Leydig, A. Brauer). Aehnliche Verhältnisse scheinen auch bei den Copepoden obzuwalten, deren Spermatosome als spindel- oder pfriemenförmige Körper erscheinen (K. Heider). Ausser den genannten werden wir noch andere Spermatozoenformen kennen lernen, bei denen der Zellencharacter noch im ausgebildeten Zustand mehr oder weniger deutlich hervortritt (Milben, Nematoden), doch wird es sich empfehlen, dieselben erst später zu besprechen (vgl. p. 456 ff.).

2. Die Spermatosome der Crustaceen.

a. Spermatosome mit Strahlenbildung.

Die schon bei den Phyllopoden recht verschiedenartige Form der Samenzellen erfährt bei den übrigen Crustaceen noch eine viel weiter gehende Umgestaltung. Die Crustaceen zeichnen sich überhaupt durch den Besitz starrer, wenig oder kaum beweglicher Spermatosome aus, und solche finden sich jedenfalls in allen Abtheilungen derselben; am mannigfaltigsten ist der Formenreichthum dieser Samenzellen jedoch zweifelsohne bei den Dekapoden. Nachdem bereits Grobben (1878) eine sehr eingehende und genaue Zusammenstellung derselben gegeben hatte, sind sie dann wiederum von Gilson (1886), G. Herrmann (1890), Sabatier (1893), Brandes (1897) u. A. studirt worden.

Man kann auch bei diesen, zum Theil recht complicirt gebauten Formen (Fig. 257—262) von der einfachen runden Gestalt ausgehen, wie sie sich bei Thysanopus und Squilla mantis findet.

Nach Grobben sollen die kugelförmigen Spermatosome des letztgenannten Krebses aus dem sehr umfangreichen Kern und der ihn umgebenden, nur dünnen Protoplasmazone bestehen, während nach Gilson's Darstellung der Kern eine recht beträchtliche Umbildung erfährt. Immerhin bleiben Form und

Bau dieser Samenzellen auf recht einfacher Stufe stehen, wenn sie auch nicht die Zellennatur so ohne Weiteres erkennen lassen, wie dies bei den früher erwähnten Spermatosomen der Cladoceren der Fall war.

Ebenfalls noch von ziemlich einfacher Form, aber immerhin schon weiter differenzirt erscheinen die Spermatosome bei den Cariden. Gewöhnlich von ungefähr halbkugelförmiger oder auch scheibenförmig abgeplatteter Gestalt, gehen sie in einen stachelförmigen Fortsatz aus (Fig. 257). Diesen hat man dem Schwanz und den übrigen Körper des Spermatosoms dem Kopf eines geschwänzten Spermatozoons vergleichen wollen; doch liegt es wohl näher, ihn dem Spitzenstück (Spiess) eines solchen gleichzusetzen, da es sich um ein starres Gebilde handelt, dessen Function doch höchst wahrscheinlich eine ähnliche ist wie diejenige des Spiesses, d. h. zur Erleichterung des Eindringens in das Ei dient. Wie man das Spitzenstück auf das Cytoplasma zurückführt, möchte man auch den Stachel des Caridenspermatosoms für cytoplasmatischen Ursprungs halten, doch sollen

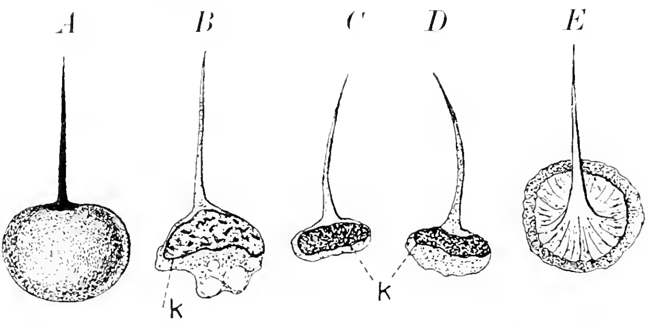


Fig. 257. *A* Reifes Spermatosom von Crangon vulgaris, *B—D* in Ausbildung begriffene Spermatosome mit deutlichem Kern (*k*), *B* von Lysmata seticaudata, *C* und *D* von Crangon cataphractus, *E* reifes Spermatozoon derselben Art (*A* nach G. Herrmann, *B—E* nach G. Gilson).

auch Bestandtheile des Kerns in seine Bildung eingehen (Sabatier, Brandes). Andererseits scheint aber gerade auch bei diesen Spermatosomen der Kern als solcher erhalten zu bleiben und, umgeben vom Cytoplasma, den hauptsächlichsten Bestandtheil der Samenzelle zu bilden (Fig. 257 *B—D*), so dass also hinsichtlich des Fortbestehens des Kerns hier einigermaassen ähnliche Verhältnisse obwalten würden, wie sie weiter oben von den Spermatosomen der Daphniden u. a. beschrieben wurden.

Sehr verbreitet ist bei den Crustaceen die Erscheinung, dass sich an der Samenzelle radiäre Ausläufer von ziemlich starrer Beschaffenheit in grösserer oder geringerer Anzahl bilden (Fig. 258—262). Hand in Hand damit geht eine Umbildung des Körpers selbst. Dieser erscheint, von oben gesehen, in vielen Fällen kreisrund; betrachtet man das Spermatosom jedoch von der Seite, so erweist es sich nicht als kugel- oder scheibenförmig, wie man nach der Flächenansicht angenommen haben würde, sondern die Form ist sehr different, an einer Seite abgeplattet, an der anderen gewölbt oder auch an beiden Seiten stark erhöht und sogar mit einem spitzkugelförmigen Aufsatz versehen (Fig. 257—262).

Der schon während der Ausbildung der Samenzelle recht umfangreiche Kern scheint dabei eine sehr verschiedenartige Umgestaltung zu er-

fahren, zumeist aber dürfte er wohl (als der sog. Mittelzapfen GROBBEN'S, Fig. 258) hinter einer eigenartig differenzirten Parthie gelegen sein, die man gewissermaassen als das Vorderende bezeichnen könnte, da das Spermatosom mit dieser Parthie voran in das Ei eindringen dürfte (Fig. 259 *A*). In denjenigen Fällen, in welchen die betr. Parthie zugespitzt ist, erscheint eine derartige Bedeutung derselben sehr einleuchtend. So sieht man dem mit wenigen langen Fortsätzen versehenen Körper der Samenzelle von Ethusa und anderen Dekapoden ein conisches Gebilde aufsitzen, welches sich wieder bei anderen, Galathea z. B., durch einen Stiel vom Körper der Samenzelle abhebt (Fig. 259 *A* und Fig. 258). Im vorderen, conischen Abschnitt ist eine Differenzirung zu bemerken, die vor dem Eindringen in das Ei von der umgebenden Protoplasmahülle befreit und als Stachelapparat in Function treten würde.

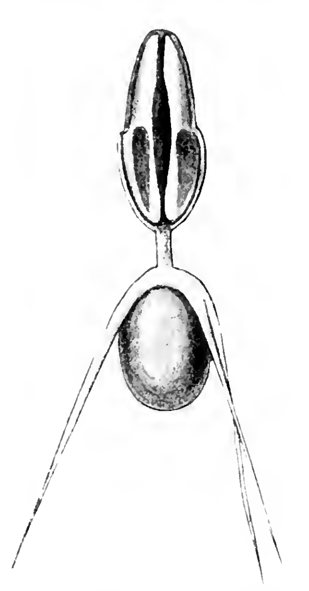


Fig. 258. Ziemlich ausgebildetes Spermatosom von Galathea strigosa (nach G. HERRMANN).

Eine derartige Bildung soll sich auch bei solchen Samenzellen wie bei denen von Maja finden, welche auf den ersten Anblick zum Eindringen in das Ei sehr wenig geeignet erscheinen (Fig. 259 *B* u. *C*, Fig. 261 *C*). Diese in der Flächenansicht radiär gestalteten Spermatosome lassen bei seitlicher Betrachtung eine mittlere, stark verdickte und nach hinten kugelförmig gebildete Parthie erkennen (Fig. 259 *B*, 261 *C*). Der mit einem spangenartigen basalen Theil verbundene Stachel soll bei dem Eindringen in das Ei durch eine am vorderen Pol gelegene Oeffnung vorgestossen werden, während die Hauptmasse des Körpers dabei zurückgeschlagen wird (Fig. 259 *D*). Samenzellen mit mehr oder weniger weit vorgeschobenem Stachel hat man wiederholt beobachtet (GILSON, BRANDES). Es gibt sich in diesem Verhalten eine gewisse Activität der Spermatosome zu erkennen, die sie ja auch zweifellos haben müssen, die aber für gewöhnlich nicht zum Ausdruck kommt, da ihre Fortsätze und der ganze Körper wie starr erscheinen. Dass sich dies innerhalb des weiblichen Körpers ändert, hat man übrigens beobachten können, indem man die Spermatosome der Dromiden hier lebhafte Bewegung ausführen sah (CANO).

Nach der gegebenen Darstellung würden also die peripheren Theile dem Kern entsprechen, und sie würden nach dem Inkrafttreten des Stachelapparats dieselbe Lage wie bei anderen derartigen Spermatosomen, nämlich hinter dem Spitzenstück einnehmen (Fig. 258—261).

Auffallend und von vorn herein nicht sehr wahrscheinlich ist dabei, dass die Strahlen, die doch jedenfalls eine mechanische Bedeutung haben, hier nucleären Ursprungs sein sollen, während sie in anderen Fällen offenbar vom Cytoplasma herrühren. Uebrigens ist die Zugehörigkeit der strahlenförmigen Fortsätze zum Cytoplasma bei einer Anzahl dieser eigenartig gestalteten Spermatosome der Dekapoden als sichergestellt zu be-

trachten; so geht bei den oben erwähnten Samenzellen von Galathea der ganze vordere Theil mit den Strahlen aus dem Cytoplasma hervor (Fig. 258), während die umfangreiche, eiförmig zwischen den Strahlen gelegene bezw. von ihnen umgebene Parthie vom Kern herrührt.

Die Strahlen der Spermatosome erlangen oft eine sehr bedeutende Länge (Fig. 260—262), und der Aufsatz nimmt einen complicirten Bau an. In seinem Innern erkennt man ausser seitlichen Verdickungen ein mittleres, säulenförmiges Gebilde, welches vorn zwei verdickte Ringe, hinten eine verbreiterte Basis zeigt, ähnlich wie die untere Parthie eines Lampencylinders (Fig. 260 *C*). Dieser vordere Aufsatz sitzt einer Basalplatte auf, welche sich in die drei Strahlen verlängert; dahinter liegt die dem Kern entsprechende kuglige Parthie. So verhalten sich z. B. die Spermatosome von Homarus vulgaris, aber auch andere zeigen sich ähnlich gestaltet (Fig. 258).

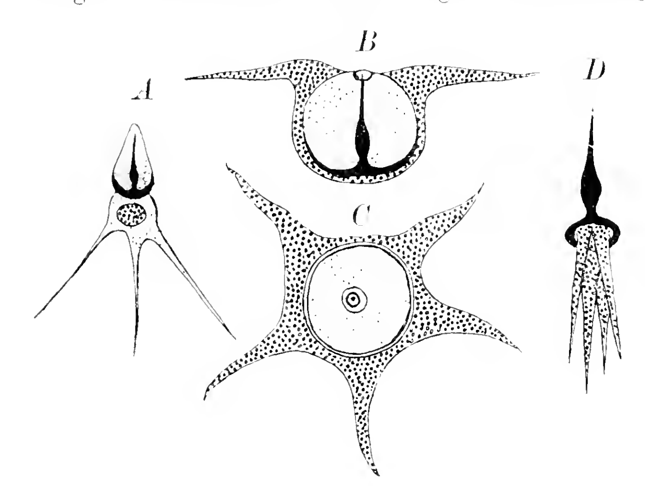


Fig. 259. Spermatosome *A* von Ethusa mascarone, *B—D* von Maja squinado; *B* von der Seite, *C* von der Fläche gesehen, *D* nach dem Vorschnellen der pfriemenartigen Spitze und der dadurch bewirkten Umkrämpelung des Spermatosoms. Der Stachelapparat ist schwarz gehalten, der Kerntheil dunkel, das Cytoplasma heller punctirt (nach G. Brandes).

Wenn die reifen Samenzellen vielfach eine sehr verschiedenartige Form aufweisen, wie dies z. B. bei denjenigen des Hummers und einer Krabbe (Maja squinado) der Fall ist (Fig. 260 u. 261 *C*), so erlauben unter Umständen dennoch die einzelnen Entwicklungsstadien einen Vergleich anzustellen (Fig. 260 u. 261 *A—C*). In beiden Fällen erscheinen die Spermatiden als zwei getheilte, aus einer kleinen vorderen und einer grösseren hinteren kugligen Hälfte bestehende Gebilde, welche nicht nur eine sehr übereinstimmende Gestalt, sondern auch im Innern entsprechende Differenzirungen aufweisen, die zur Bildung jenes centralen, weiter oben von den Spermatosomen des Hummers beschriebenen Apparates führen (Fig. 260). Dieser befindet sich im vorderen Abschnitt, den man in Analogie mit den Gestaltungsverhältnissen der geschwänzten Spermatozoen wohl auch als Kopfblase oder Kopfkappe bezeichnet. Diese weitere Ausbildung ist dann in den beiden genannten Fällen eine recht verschiedenartige, indem der hintere, hauptsächlich aus dem Kern hervorgegangene Abschnitt im einen Fall ziemlich unverändert erhalten bleibt (Fig. 260), im anderen Fall jedoch sich um die Basis des vorderen Abschnitts herum verbreitet (Fig. 261), wodurch die Zweitheilung verloren geht und die Samenzelle wieder eine fast sphärische Gestalt

erlangt. Auf die Entstehungsweise der Fortsätze, die man auffallender Weise dem hinteren Abschnitt zugeschrieben hat, wie schon weiter oben erwähnt wurde, braucht hier nicht wieder eingegangen zu werden.

Wenn den im vorderen Abschnitt der Spermatosome von Maja differenzirten Gebilden die Bedeutung eines Bohrapparats zukommt (vgl. p. 447 u. Fig. 259), so wird dies nothwendiger Weise auch bei den sehr ähnlich gebauten Samenzellen anderer Dekapoden der Fall sein (Fig. 258 u. 260), und der complicirte innere Apparat des vorderen Abschnittes würde als eine Röhre mit darin liegendem Stachel anzusehen sein. Eine genauere Erforschung und Vergleichung dieser Verhältnisse bei den verschiedenen Spermatozoenformen und besonders das Verhalten der einzelnen Theile bei der Befruchtung wird man als höchst wünschenswerth bezeichnen müssen. Das Gleiche gilt noch immer für die Bildungsweise der so verschiedenartig gestalteten Samenzellen der Dekapoden, obwohl die Spermatogenese derselben in den mehrfach erwähnten Arbeiten von Gilson, G. Herrmann, Sabatier u.

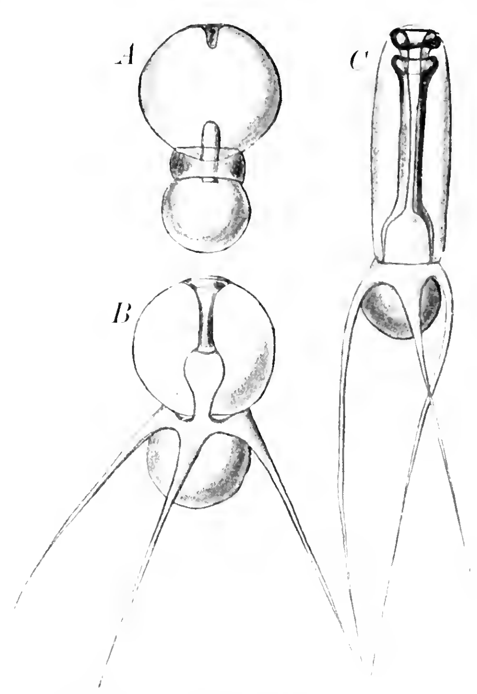


Fig. 260. Zwei Entwicklungsstadien (*A* und *B*) und ein ausgebildetes Spermatosom (*C*) von Homarus vulgaris (nach G. Herrmann).

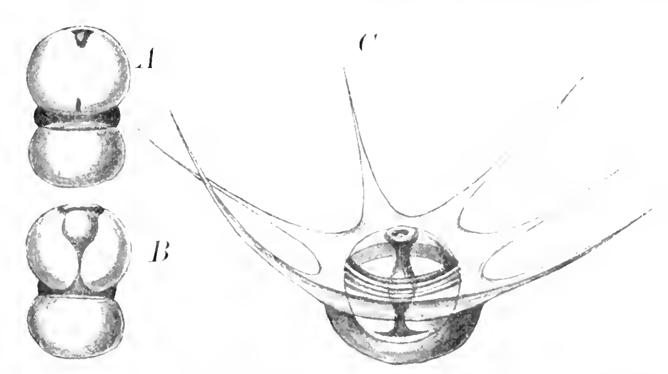


Fig. 261. Zwei Entwicklungsstadien (*A* und *B*) und ein ausgebildetes Spermatosom (*C*) von Maja squinado (nach G. Herrmann).

Brandes eine wiederholte und eingehende Behandlung gefunden hat. Trotz dieser zum Theil ausserordentlich specialisirten und in's Einzelne gehen-

den Untersuchungen bleiben bezüglich der Herkunft der einzelnen Bestandtheile der Samenzelle („Kopf", „Kopfkappe", „Strahlen", „Mittelzapfen" u. s. w.), sowie vor Allem auch der Umbildung und des endgiltigen Schicksals des Kerns ganz erhebliche Differenzen bestehen, so dass es nicht möglich ist, sich aus der Litteratur über diese verwickelten Verhältnisse ein abschliessendes Urtheil zu bilden.

Sehr complicirt gebaut und in ihrer Organisation besonders schwer zu verstehen sind die Spermatosome des Flusskrebses, obwohl dieselben doch jedenfalls auf die Samenzellen der marinen Arten zurückgeführt werden müssen. Das Verständniss wird vor Allem dadurch erschwert, dass der Kern eine weitgehende Umwandlung erleidet und

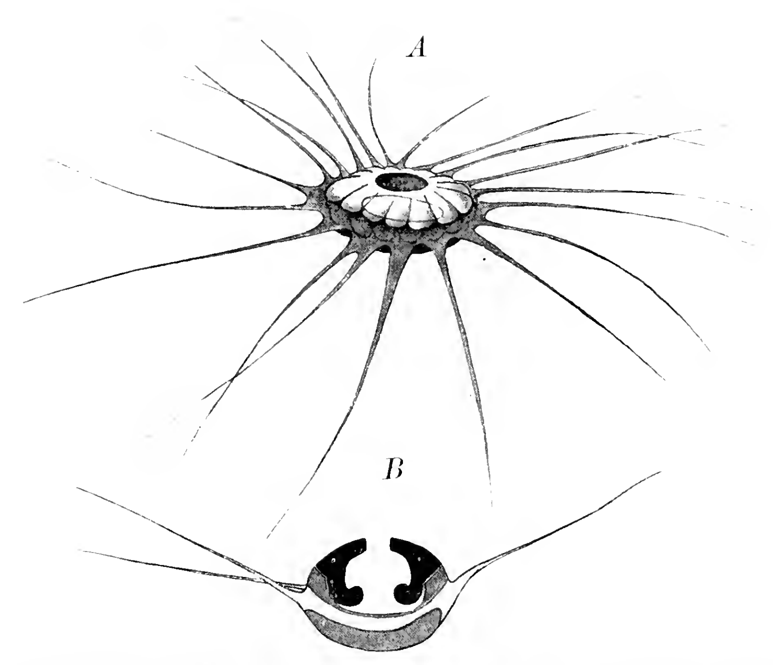


Fig. 262. Spermatosom von Astacus fluviatilis. *A* im ausgebildeten Zustand, *B* ein älteres Entwicklungsstadium im Durchschnitt (nach G. Herrmann).

im ausgebildeten Spermatozoon kaum oder nur mit Schwierigkeit als solcher festzustellen ist. Die Spermatosome von Astacus fluviatilis zeigen den schon von anderen Krebsspermatosomen erwähnten strahligen Bau (Fig. 262). Die zahlreichen langen Fortsätze besitzen bei ziemlicher Biegsamkeit doch eine gewisse Starrheit, so dass sie jedenfalls nicht ohne Weiteres mit Pseudopodien verglichen werden können. Der Körper der Samenzelle besteht zunächst aus einem napfartigen, nach vorn offenen Gebilde, dessen Boden ähnlich einem Flaschenboden vorspringt und auch hier offen zu sein scheint (Fig. 262 *B*). Es ist in dieser Bildung eine gewisse, wenn auch entfernte Aehnlichkeit mit den im vorderen Abschnitt der Samenzellen bei den marinen Dekapoden befindlichen Differenzirungen vorhanden, und es

liegt jedenfalls nahe, diese Theile der Spermatosome von Astacus und der früher besprochenen marinen Dekapoden einander gleichzustellen (Fig. 258—262). Offenbar aber haben diese Spermatosome des Flusskrebses eine Umbildung nach ganz anderer Richtung erfahren.

An der Aussenfläche zeigt dieser obere Theil des Spermatosoms eine regelmässige radiäre Streifung (Fig. 262 *A*); er erscheint bei dieser Ansicht so, als ob er dem Spermatosom kappenförmig aufsässe, weshalb er auch als Kopfkappe oder Kopfblase bezeichnet worden ist. Unter diesem Abschnitt sieht man einen zweiten von ebenfalls ungefähr schüsselförmiger Gestalt liegen (Fig. 262 *B*). Während die genannten beiden Bestandtheile der Samenzelle cytoplasmatischer Herkunft sind, soll dies bezüglich eines dritten nicht der Fall sein, sondern jene Schicht, von welcher die Strahlen ausgehen, soll auffallender Weise vom Kern geliefert werden. Dieser unterliegt, wie schon erwähnt, einer recht eigenthümlichen Umwandlung, so dass sein Verbleib nur schwer festzustellen ist und diese Verhältnisse in Folge dessen auch eine recht verschiedenartige Deutung gefunden haben. Er scheint gewissermaassen eine Vacuolisation zu erfahren und da, wo vorher inmitten der etwa kugelförmigen Spermatide der Kern lag, erscheint später eine helle Zone, dieselbe, von welcher man beim fertigen Spermatosom die Strahlen ausgehen sieht (Fig. 262 *B*). Diese mittlere, flach schlüsselförmige Zone der Samenzelle ist dann an ihrer convexen Seite noch wieder von einer ziemlich dicken Lage von Cytoplasma bedeckt, welche schliesslich den Boden des ganzen Spermatosoms bildet (Fig. 262 *B*).

Man sieht, dass der Bau der Samenzellen des Flusskrebses mit ihren verschiedenen Schichten thatsächlich ein recht complicirter ist. Uebrigens besteht hier dieselbe Schwierigkeit, auf welche wir bereits früher bei Besprechung der Samenzellen mariner Dekapoden, speciell derjenigen von Maja, hinwiesen, nämlich dass die Strahlen demjenigen Abschnitt zugehören, welcher vom Kern herrührt; man ist geneigt, auch hier trotzdem an eine Antheilnahme des Cytoplasmas bei ihrer Bildung zu denken, etwa so, dass eine dünne Cytoplasmaschicht die nucleäre Parthie überzieht und durch Auswachsen die Strahlen liefert.

Es sei noch erwähnt, dass man versucht hat, die so complicirt gebauten Spermatosome des Flusskrebses durch Vergleichung mit anderen Formen zu erklären, wobei sich naturgemäss zunächst diejenigen der marinen Dekapoden darboten, die wir selbst schon zum Vergleich herangezogen. Hier ist es besonders die „Kopfblase“ mit ihren characteristischen Differenzirungen, welche den Vergleich nahe legt, obwohl die Ausbildung im Einzelnen eine recht verschiedenartige ist. Auch die Lagerung des Kerns bezw. der aus ihm hervorgegangenen Parthie darf man als entsprechend betrachten; weit schwieriger liegen die Verhältnisse bezüglich der Strahlen, über welchen Punct bereits bei Besprechung der verschiedenen Spermatosome, und besonders derjenigen von Maja und Astacus, gehandelt wurde.

Die Samenzellen von Astacus sind in Folge ihrer eigenartigen Bauverhältnisse des Oefteren und neuerdings besonders eingehend von Gilson (1886), G. Herrmann (1890), Sabatier (1893) u. Auerbach (1894) studirt worden. Man ist speciell bei ihnen im Vergleichen noch weiter gegangen und hat eine Zurückführung auf die geschwänzten Spermatozoen

versucht, indem man die Samenzellen der anderen Dekapoden heranzog und die einzelnen Parthien typischer Spermatozoen, wie Kopf, Schwanz, Spitzenstück u. s. w., zu finden glaubte (Auerbach); jedoch wird man bei der so vollständig abweichenden Bauart dieser Spermatosome von einem solchen Verfahren von vornherein keinen besonderen Erfolg erwarten dürfen. Wir möchten auf diesen Punct nach der Besprechung anderer abweichender Spermatozoenformen nochmals zurückkommen (p. 457 u. 458).

b. Fadenförmige Spermatosome der Crustaceen.

Wie wir sahen, zeichnen sich die Spermatozoen der Crustaceen durch eigenartige und abweichende Gestaltung aus. Von den runden Samenzellen der Phyllopoden oder den spindelförmig gestalteten der Copepoden bis zu den mit mannigfach geformten Fortsätzen und sonstigen Differenzirungen versehenen Spermatosomen, wie sie den Dekapoden zukommen, lassen sich so ziemlich alle Uebergänge finden. Schwer zu deuten sind die scheinbar so einfach gebauten und in der Form mit den geisseltragenden Spermatozoen recht übereinstimmenden Spermatosome, wie sie bei den Ostracoden, Cirripedien, Schizopoden, Amphipoden und Isopoden vorkommen. Die Samenzellen strecken sich hier ganz bedeutend in die Länge und übertreffen z. B. bei Cypris ovum die Körperlänge des ganzen Thiers um das Mehrfache. Die Spermatozoen der Ostracoden zeigen dabei einen recht complicirten Bau und erinnern auch in so fern an die früher besprochenen geisseltragenden Samenfäden, als sie einen Axenfaden und mehrere um diesen sich herum windende Spiralbänder erkennen lassen (Fig. 263).

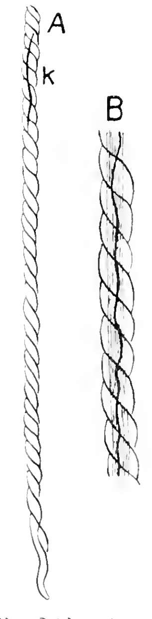


Fig. 263. *A* Samenfaden von Cypris dispar, reif zur Entleerung, *B* Stück aus dem „Kopfende" des Samenfadens einer Candona, *k* Kern (nach W. Müller).

Die Spiralbänder sind zum Theil contractil und dienen allem Anschein nach dazu, die Bewegung der Spermatozoen zu befördern. Wie in manchen anderen Fällen findet auch bei den Ostracoden die völlige Ausbildung der Spermatozoen erst nach ihrem Austritt aus dem Hoden im Vas deferens statt.

Nach Analogie mit den geschwänzten Spermatozoen möchte man annehmen, dass am einen Ende dieser langgestreckten Samenzellen der Kopf zur Ausbildung käme und das Uebrige der Geissel entspräche; doch scheint es bei allen diesen Spermatosomen schwierig, eine Uebereinstimmung mit der gewöhnlichen Spermatozoenform festzustellen. Zwar liegt in den Entwicklungsstadien dieser Spermatozoen der Kern am einen Ende (Fig. 263 *A*), und die Längsstreckung erfolgt nach dem entgegengesetzten Ende, so dass während dieser Stadien von einem Kopf und Schwanz im gewöhnlichen Sinne sehr wohl gesprochen werden kann, wie sich dies bei Cypris, Lepas, Gammarus u. a. beobachten lässt (W. Müller 1889, Gilson 1886). Später jedoch verwischt sich diese Differenzirung oder geht wohl auch ganz ver-

loren; jedenfalls liess sie sich in den meisten der beobachteten Fälle nicht mit genügender Sicherheit feststellen.

Nichtsdestoweniger sind auch von Crustaceen geschwänzte Spermatozoen mit Kopfabschnitt beschrieben worden; so sind nach Nussbaum's Darstellung (1887 u. 1890) die Samenfäden von Pollicipes polymerus mit Kopf und Spitzenstück, sowie am Schwanz mit einer undulirenden Membran versehen. Während diesen Spermatozoen im Gegensatz zu dem gewöhnlichen Verhalten der Crustaceen eine ganz typische Form zukäme, wird von anderen Cirripedien (Lepas, Balanus) ausdrücklich angegeben, dass ein differenter Kopfabschnitt bei den ausgebildeten Spermatozoen nicht vorhanden ist (K. und E. Ballowitz 1894). Dieselben stellen schmale Fäden von mittlerer Länge und grosser Beweglichkeit dar (Fig. 264 *A*). Bei Maceration mit Kochsalzlösung zerfallen sie leicht in zwei Fasern von meist ungleicher Stärke, die sich weiterhin in eine Anzahl feiner Fibrillen auflösen (Fig. 264 *B* und *C*). Der Zerfall in Fasern erstreckt sich bis unmittelbar an beide Spitzen des Samenfadens, so dass dadurch das Vorhandensein eines auch nur ganz kurzen Kopfabschnitts ausgeschlossen erscheint.

A *B* *C*

Fig. 264. Samenfäden *A* und *C* von Lepas anatifera, *B* von Balanus improvisus. *B* und *C* Zerfall in zwei Fasern bezw. mehrere Fibrillen nach Maceration mit Kochsalzlösung (nach K. Ballowitz).

Das Fehlen des Kopfes bei den fadenförmigen Spermatozoen der Cirripedien würde an und für sich keine Schwierigkeit bieten, wenn man die Samenzellen anderer Crustaceen zum Vergleich heranzieht. Wie sich bei ihnen runde und etwas gestreckte, mehr bandförmige Spermatosome finden, so liesse sich denken, dass die Streckung weiter geht und es zur Bildung langer fadenförmiger Spermatozoen kommt, ohne dass bei diesen entsprechend ihrer Entstehung von einem Kopf die Rede sein kann. Trotzdem würde das Vorhandensein eines Kernes bezw. einer ihm entsprechenden Parthie als sehr wahrscheinlich bezeichnet werden müssen, wenn sie auch nicht ohne Weiteres erkennbar ist. Hierbei bietet allerdings jener vollständige Zerfall der Spermatozoen der ganzen Länge nach, wie er bei den Cirripedien beobachtet wird (Fig. 264 *B* u. *C*), eine ziemliche Schwierigkeit, indem sich diese Spermatosome hiernach ganz wie der Schwanzfaden geisselförmiger Spermatozoen verhalten.

Eine weitere Schwierigkeit liegt darin, dass bei einigen Crustaceen und sogar bei nahe verwandten Formen (Cirripedien) typische Spermatozoen mit Kopf und Schwanz vorkommen sollen. Hier würde dann also die Frage zu entscheiden sein, ob darin ein ursprüngliches Verhalten zu sehen ist, oder ob diese Spermatozoen erst secundär wieder eine ähnliche Gestalt angenommen haben. Das Vorhandensein geschwänzter Spermatozoen von typischer Form bei anderen Arthropoden und das vorübergehende Auftreten einer kopfähnlichen Bildung bei der Spermatogenese, welches weiter oben erwähnt wurde, spricht mehr für die erstere Auffassung.

Bei Besprechung der langen, fadenförmigen Spermatozoen der Crustaceen seien auch diejenigen der Isopoden erwähnt, welche am einen

Ende eine lanzenartige Bildung zeigen können. Nachdem schon früher angegeben worden war, dass sich in dem Hoden der Asseln zweierlei verschiedene Elemente finden, welche die Spermatozoen aus sich enstehen lassen (ZENKER, v. LA VALETTE, O. SARS), soll auch nach den neuesten Untersuchungen der vordere, lanzenförmige Abschnitt aus einer besonderen Zelle hervorgehen, die erst später mit der eigentlichen Samenzelle zu einem nunmehr einheitlichen Gebilde verschmelzen würde (BRANDES 1898).

3. Die Spermatosome der Myriopoden.

Mit den Verhältnissen der Crustaceen zeigen diejenigen der Myriopoden eine grosse Uebereinstimmung, indem auch bei ihnen lange fadenförmige Spermatozoen und solche von ganz abweichender Gestalt vorkommen. Die letzteren finden sich besonders bei den Diplopoden. Bei Polydesmus haben sie die Form einer

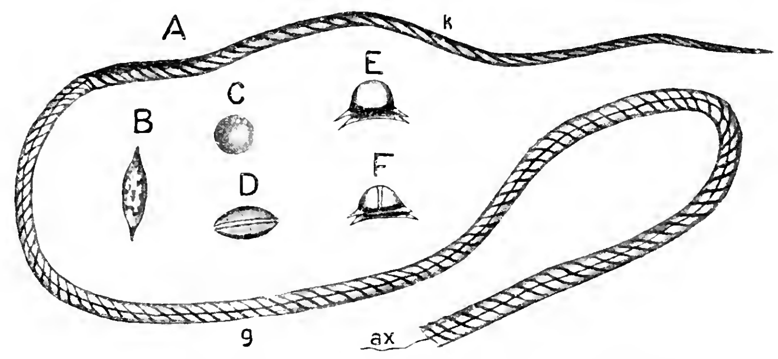


Fig. 265. Spermatozoen von Myriopoden. *A* Geschwänztes Spermatozoon von Scolopendra dalmatica (vorderer Theil), *B* Glomeris marginata, *C* und *D* Polydesmus complanatus (in Flächen- und Profilansicht), *E* und *F* Julus sabulosus (nach GILSON).
k Kopf, *g* Geissel, *ax* Axenfaden.

biconvexen Linse (Fig. 265 *C* u. *D*) und zeichnen sich durch ihre geringe Grösse aus, die sie als die bei Weitem kleinsten Samenkörper unter den Arthropoden erscheinen lässt (GILSON 1886); bei Glomeris sind sie spindelförmig, an den Polen stark zugespitzt, einer Pseudonavicelle nicht unähnlich (Fig. 265 *B*), und bei Julus zeigen die Samenkörper eine Form, welche sich am besten mit zwei über einander gesetzten Hüten vergleichen lässt (Fig. 265 *E* u. *F*). Die Uebereinstimmung, welche sich hierin mit den eigenartigen Gestaltungsverhältnissen der Samenzellen der Dekapoden zeigt, wird dadurch noch vergrössert, dass ähnlich wie bei diesen im Innern ein zartes Säulchen auftreten kann (Fig. 265 *F*).

Höchst auffallend ist es nun, dass verhältnissmässig nahe verwandte Arten lange, fadenförmige Spermatozoen besitzen, so z. B. Blanjulus guttulatus, dessen Samenfäden sogar ganz besonders lang werden und ein ähnliches Aussehen wie diejenigen mancher Insecten zeigen. Den Chilopoden kommen im Allgemeinen geschwänzte Spermatozoen von grosser Beweglichkeit zu. An ihnen lässt sich ein langer, stabförmiger Kopf von dem Schwanz unter-

scheiden (Fig. 265 *A*), und die Untersuchung der Spermatogenese lehrt, dass der Kopf aus dem Kern der Spermatide hervorgeht (Gilson). Der Kopf zeigt eine spiralige Drehung, und eine solche kommt auch dem um einen Axenfaden gewundenen Protoplasma des Schwanzabschnitts zu.

An den Spermatozoen von Pauropus lässt sich ebenfalls ein Kopf und Schwanz unterscheiden, während an denjenigen von Lithobius nach Gilson's Untersuchungen eine solche Differenzirung nicht wahrzunehmen sein sollte. Hierzu ist jedoch zu bemerken, dass es neuerdings Tönniges gerade an den Spermatozoen der letzteren Form gelang, durch spermatogenetische Untersuchungen das Vorhandensein des Kopfes festzustellen und ihn auf den Kern der Spermatide zurückzuführen (man vgl. hierzu p. 524 u. Fig. 316—318).

Wollte man auch für die Myriopoden die oben für die Crustaceen berührte Frage aufwerfen, welche Spermatozoenform bei ihnen als die ursprünglichere anzusehen ist, so würde hier wegen des Vorhandenseins eines zweifellosen, dem Kern entstammenden Kopftheils und wegen der Verwandtschaft mit den Insecten die Antwort mit grösserer Sicherheit dahin lauten, dass in diesem Fall die fadenförmigen Spermatozoen nicht erst wieder secundär zu Stande gekommen sind, sondern als ursprüngliche Form der Samenfäden erhalten blieben.

Es sei hierbei erwähnt, dass ähnlich wie die Insecten und ein Theil der Myriopoden auch **Peripatus** geisseltragende, mit Kopf, Schwanz, Spitzen- und Mittelstück versehene Spermatozoen besitzt (Montgomery 1900).

Weiterhin ist von Interesse und dürfte an dieser Stelle ebenfalls einer besonderen Erwähnung werth sein, dass auch **Limulus** Spermatozoen aufweist, die mit Kopf und langem Schwanz versehen sind (A. S. Packard 1872, Ray Lankester 1878). Dieses Verhalten entspricht dem noch zu erwähnenden der Skorpione und unterscheidet sich wesentlich von den bei den meisten Crustaceen obwaltenden Verhältnissen.

4. Die Spermatosome der Arachnoiden.

Das Vorkommen abweichend geformter Spermatozoen ist eine be den Arthropoden sehr verbreitete Erscheinung, und wir finden sie auch bei den Arachnoiden. Im Allgemeinen scheinen diese geschwänzte Spermatozoen zu besitzen, wie sie z. B. den Skorpionen und Araneïnen zukommen. Bei den ersteren ist der Schwanzanhang im Vergleich zum Kopf sehr lang, und diese Samenfäden gleichen in so fern denjenigen vieler Insecten, während der Schwanz an den Samenfäden der Spinnen kürzer zu sein pflegt und oft gegenüber dem weit längeren Kopf stark zurücktritt (Lycosa). Kopf und Schwanz sind vielfach zur Zeit der Spermatogenese sehr deutlich zu erkennen, während später äussere Formveränderungen eintreten, welche die Unterscheidung dieser beiden Abschnitte sehr erschweren oder unmöglich machen.

Bei den von J. Wagner untersuchten Spinnen (Agalena, Pardosa, Ocyale) vollzieht sich am Ende der Spermatogenese in so fern eine höchst eigenthümliche Metamorphose der Samenfäden, als der Schwanz sich um den Kopf wickelt, dieser sich in der Mitte einbiegt und seine beiden Hälften sich gegen einander krümmen (Fig. 266 *A—D*), bis sie sich schliesslich ganz an einander legen und dadurch die stäbchenförmigen Körper erstehen, als welche die Samen-

körper der Spinnen am Ende der Spermatogenese erscheinen (Fig. 266 *E*). Bei manchen Spinnen scheint der letzte Act der Umwandlung zu unterbleiben, und die Samenkörper bewahren in Folge der Zusammenkrümmung die Gestalt eines Ringes (Epeira). Der Schwanzanhang scheint ganz zu schwinden. Derartige Samenkörper finden sich sowohl im Hoden wie im Vas deferens; WAGNER hält es für nicht unwahrscheinlich, dass sie im Leitungsapparat des Weibchens zu neuer Entfaltung kommen, indem sie die umgekehrte Metamorphose durchmachen.

Völlig abweichend gestaltete Samenkörper finden sich bei den Acarinen und beanspruchen in so fern ein besonderes Interesse, als sie sich ohne Weiteres als deutliche Zellen mit Zellkern erweisen (Fig. 267), somit also ein ähnliches Verhalten zeigen wie wir es bereits von den Phyllopoden kennen lernten.

Die Samenkörper der Milben sind verschiedenartig geformt; bei Trombidium z. B. besitzen sie die Form einer planconvexen Linse

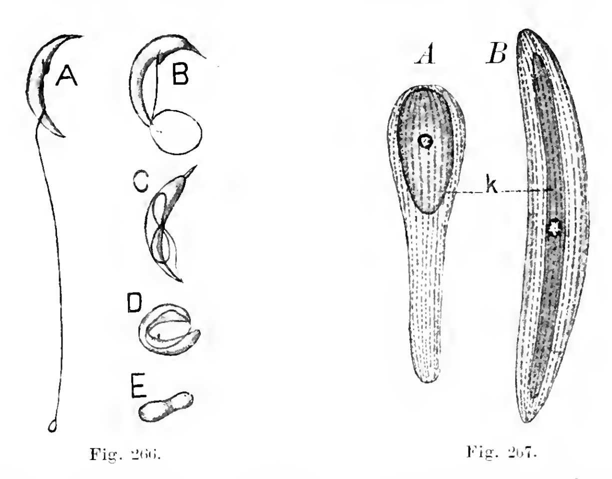


Fig. 266. Spermatozoen von Agalena, vor Einrollung des Schwanzes (*A*) und während derselben (*B*—*D*), *D* zeigt das Zusammenbiegen und *E* ein stäbchenförmiges Spermatozoon aus dem Vas deferens (nach J. WAGNER).

Fig. 267. Spermatozoen zweier verschiedener Gamasiden mit Kern und Kernkörper (nach GILSON).

und sind ungemein klein; bei einigen Gamasiden und Ixodiden, welche von GILSON untersucht wurden, sind es längliche Zellen mit deutlichem Kern, der sich entweder durch einen grossen Theil der Zelle erstreckt (Fig. 267 *B*) oder mehr am einen Ende derselben gelegen ist, welches dann etwas kolbig erscheint (Fig. 267 *A*). An der Oberfläche ist eine zarte Längsstreifung zu bemerken. Diese Samenzellen zeigen eine gewisse, wenn auch nur ziemlich geringe Beweglichkeit, welche sich besonders dann äusserte, wenn sie dem weiblichen Körper entnommen waren, während sie im männlichen Körper noch unbeweglich zu sein schienen. Dies erinnert an die oben (p. 447) erwähnte Beobachtung, nach welcher auch die sonst starren Spermatozoen der Dekapoden im weiblichen Körper eine lebhafte Beweglichkeit erlangen.

5. Die Spermatosome der Nematoden.

An die so abweichend gestalteten Spermatozoen der Arthropoden schliessen sich am nächsten diejenigen der Nematoden an, welche ebenfalls ganz andere Bauverhältnisse als die typischen geschwänzten Samenzellen zeigen. Sie haben die Form rundlicher oder länglicher Zellen und besitzen die Fähigkeit amöboider Beweglichkeit, wodurch sie zu verschiedener Zeit differente Form annehmen. Ein Kern ist in ihnen als solcher zu erkennen, so dass ihre Zellennatur wie bei manchen Spermatozoen der Arthropoden deutlich hervortritt. Am genausten sind die Samenkörper bei Ascaris megalocephala studirt worden, und halten wir uns deshalb an diese (A. Schneider, E. van Beneden, Boveri, C. Schneider, Auerbach u. A.). Sie besitzen etwa Kegelform und zeigen einen breiten vorderen Abschnitt, mit welchem das Spermatosom voran in das Ei eindringt, und einen hinteren, kegelförmigen Theil (Fig. 268 *A*). Der erstere besteht grösstentheils aus Cytoplasma und ist ziemlich veränderungsfähig; er enthält einen runden, stark färbbaren Körper, welcher dem Kern entspricht, wie spermatogenetische Untersuchungen und diejenigen über die Befruchtung von Ascaris gelehrt haben. Der kegelförmige Abschnitt des Spermatosoms weist einen recht eigenartigen, in seiner Bedeutung schwer verständlichen, entsprechend geformten Körper auf, der stark lichtbrechend ist (Fig. 268 *A*). Er wird zwar bei der Befruchtung mit in das Ei eingeführt, scheint aber aufgelöst zu werden, ohne für die weitere Entwicklung oder die bei der Befruchtung sich abspielenden cytologischen Vorgänge eine Bedeutung zu erlangen. — Abgesehen von den Formveränderungen, welche die Spermatozoen erleiden, können sie bei den verschiedenen Nematoden von vornherein eine differente, rundliche, abgeplattete, gedrungene oder gestreckte Gestalt zeigen (Leuckart, A. Schneider u. A.).

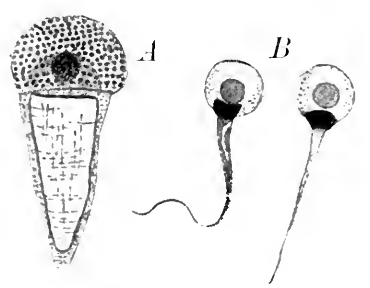


Fig. 268. Samenzellen *A* von Ascaris megalocephala (nach E. van Beneden), *B* von Oxyuris ambigua (nach N. Löwenthal).

Ob es erlaubt ist, die so abweichend gebauten Samenkörper der Nematoden mit der typischen Spermatozoenform zu vergleichen, muss zweifelhaft erscheinen; nichtsdestoweniger hat man dies gethan und dann naturgemäss den vorderen, den Kern enthaltenden Abschnitt dem Kopf und den kegelförmigen Theil dem Schwanz gleich gestellt. Auf die von verschiedenen Autoren versuchte noch weiter gehende Homologisirung, welche besonders den conischen Inhaltskörper betraf (Kopfkappe, Mittelstück, Axenfaden u. s. w.), soll hier, als zu wenig begründet, nicht eingegangen werden, da der Unterschied zwischen diesen und den geschwänzten Spermatozoen ein viel zu grosser ist, eigentliche Uebergangsformen aber nicht vorhanden sind. Allerdings kennt man unter den Nematoden eine Art (Oxyuris ambigua), an deren Samenzellen sich der hintere Abschnitt lang fadenförmig auszieht und dieser Faden an der Basis ausserdem eine Differenzirung aufweist (Fig. 268 *B*), so dass man hier direct von Kopf, Mittelstück und Schwanz gesprochen hat (Löwenthal 1889). Der

breite vordere Theil besteht auch hier aus Cytoplasma und Kern. Vorausgesetzt, dass diese Darstellung richtig ist, muss es mindestens sehr fraglich erscheinen, ob jener Vergleich mit den geschwänzten Spermatozoen Berechtigung hat, oder ob nicht vielmehr nur eine secundär entstandene Uebereinstimmung mit denselben vorliegt. Aufschluss über diese Frage könnte jedenfalls nur eine vergleichende Untersuchung der Samenzellen bei den Nematoden geben. Es sei hier erwähnt, dass die Acanthocephalen fadenförmige, in Kopf und Schwanz differenzirte Spermatozoen besitzen.

Wir lernten nunmehr bei den Crustaceen, Myriopoden, Arachnoiden und Nematoden eine ganze Anzahl von Spermatozoen kennen, welche von der gewöhnlichen Gestalt der geschwänzten Spermatozoen stark abweichen. Da sie zum Theil ohne Weiteres den Kern im Cytoplasma erkennen lassen und sich als rundliche Zellen von anscheinend sehr primitiver Gestaltung darstellen (Phyllopoden, Fig. 256 p. 444), so liegt die Vermuthung nahe, es könne sich hierbei thatsächlich um ein ursprüngliches Verhalten handeln. Bedenkt man jedoch, dass die Flagellatenform der Samenzelle sowohl bei den niederen Pflanzen, wie auch bei den Protozoen und endlich bei den Metazoen in sämmtlichen Abtheilungen von den Poriferen bis hinauf zu den Säugethieren verbreitet ist, so kann es nicht dem geringsten Zweifel unterliegen, dass man diese Form als die ursprüngliche anzusehen hat. Abweichende Spermatozoenformen bildeten sich dann heraus, wenn es nicht nöthig war, so enorm viele derselben zu erzeugen und ihnen eine besondere Beweglichkeit zu verleihen; die Samenzellen blieben grösser und brachten wohl auch besondere Einrichtungen zur Ausbildung, welche (wie die strahlenförmigen Fortsätze) ein Anklammern der Spermatosome gestatteten und dadurch das Herbeiführen der Befruchtung begünstigten. Eine derartige Umgestaltung der Spermatozoen in einfache Zellen war wohl in so fern nicht so schwierig, als sie in ihrer Entwicklung (bei der Spermatogenese) ein solches Stadium zu durchlaufen hatten. Schwieriger ist schon die hohe Differenzirung der Samenzellen zu erklären, wie sie uns bei den Dekapoden entgegen tritt.

Auffallen muss die Thatsache, dass die abweichenden Spermatozoenformen sich bei solchen Thieren finden, welche durch das Zurücktreten oder vollständige Fehlen des Flimmerepithels in ihrem Körper ausgezeichnet sind (Nematoden, Arthropoden), obwohl auch bei den dieses negative histologische Merkmal aufweisenden Abtheilungen des Thierreichs flagellatenförmige Spermatozoen vorkommen (Insecten, Myriopoden, Onychophoren, Arachnoiden, Limulus und nur mehr ausnahmsweise auch bei Crustaceen).

6. Verschiedene Spermatozoenformen bei ein und demselben Thiere

a. Verschiedene Grösse der Spermatozoen.

Die Thatsache, dass bei ein und derselben Thierart verschiedene Spermatozoen vorkommen, ist wiederholt beobachtet worden. Bei den Amphibien (Rana, Hyla, Bufo, Bomibinator) werden neben den Spermatozoen von gewöhnlicher Form und Grösse solche gefunden, welche zwar nicht in der Gestalt, wohl aber in der Grösse von diesen

bedeutend abweichen (v. LA VALETTE ST. GEORGE, BALLOWITZ 1890, BROMAN 1900); man hat sie als Riesenspermatozoen bezeichnet. Auch bei den Vögeln (Larus, Fig. 227 *B* u. *C*, Tadorna, Fig. 227 *E* u. *F* p. 402) treten gelegentlich Spermatozoen von doppelter Grösse als die gewöhnlichen auf. Solche abnorm grosse Spermatozoen sind auch verschiedentlich bei wirbellosen Thieren, z. B. bei Insecten beobachtet worden, so bei Pyrrhocoris, Cicada, Anasa, Pygaera von HENKING (1891), WILCOX (1895), PAULMIER (1899) und MEVES (1900). Desgleichen sind sie nach BOLLES LEE (1887) auch bei Nemertinen (Tetrastemma) vorhanden, in ziemlich geringer Zahl zwar, aber immerhin doch so, dass sich in jedem Präparat mehrere von ihnen bemerken liessen; sie schienen auch in der Form von den gewöhnlichen Spermatozoen etwas zu differiren. Letzteres war auch bei den von K. FOOT (1898) im Cocon von Regenwürmern (Allolobophora foetida) gefundenen enorm grossen Spermatozoen der Fall, welche bezüglich der Grössenverhältnisse ihrer einzelnen Theile starken Variationen unterworfen sind.

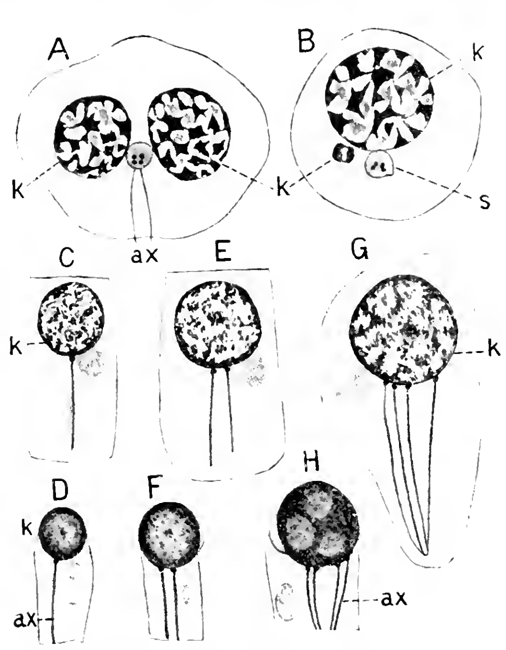


Fig. 269. *A* und *B* Riesenspermatiden von Bombinator igneus mit gleich grossen (*A*) und verschieden grossen Kernen (*B*); *C*—*H* Spermatiden von Anasa tristis, in je zwei verschiedenen Ausbildungszuständen; *C* und *D* von normaler Grösse, *E* und *F* „Doppelspermatiden“ mit zwei Axenfäden, *G* und *H* vierfache Spermatiden mit vier Axenfäden (nach BROMAN und PAULMIER).
ax Axenfaden, *k* Kern, *s* Sphäre.

Einen Dimorphismus der Spermatozoen bei ein und derselben Thierart hat in neuerer Zeit besonders K. v. BARDELEBEN (1897) betont, doch scheint es sich bei den von ihm an verschiedenen Wirbelthieren beobachteten Erscheinungen gleichzeitig um degenerirte Spermatozoen zu handeln, welche dem Sperma beigemischt werden.

Ueber die Bedeutung und Function dieser ausserordentlich grossen Samenkörper konnte bisher bei keiner der betr. Species, welche sie aufweisen, etwas Genaueres festgestellt werden. Dagegen haben wir eine gewisse Kenntniss ihrer Entstehung. Nach BROMAN's Befunden an Bombinator unterbleibt zuweilen die letzte Theilung der Spermatocyten, so dass zwei Spermatiden zu einer Zelle mit zwei Kernen vereinigt erscheinen (Fig. 269 *A*). Im Allgemeinen sind die beiden Kerne dieser grossen Spermatide gleich gross und können auch in ungefähr normaler Weise die Entwicklung zum Spermatozoenkopf durchlaufen, so dass vielleicht später noch eine Trennung der beiden jetzt ver-

einigten Samenzellen stattfindet; zuweilen jedoch erscheint der eine Kern sehr gross, der andere dagegen ganz klein (Fig. 269 *B*), da letzterer offenbar nur aus ein oder zwei „verirrten“ Chromosomen entstanden war, die übrige chromatische Substanz sich jedoch in dem grossen Kern zusammengehäuft hatte; dieser bildet sich dann zum Kopf des Riesenspermatozoons um. So ist also aus der Riesenspermatide ein Riesenspermatozoon geworden (vgl. die Anmerkung auf p. 462).

Mit diesen Beobachtungen stimmen diejenigen an Insecten (Pyrrhocoris und Anasa nach HENKING und PAULMIER) überein, bei denen ebenfalls die letzte, ja sogar auch die vorletzte Theilung der Spermatocyte unterbleiben kann und in Folge dessen Spermatiden von doppelter oder vierfacher Grösse entstehen (Fig. 269 *C—H*). Da auch der Kern keine Theilung erfährt, so zeigt er ebenfalls den entsprechenden Umfang (Fig. 269 *A—H*); das Centrosoma hingegen kann seine Theilungen und weiteren Veränderungen durchlaufen wie sonst, so dass in einem Fall zwei, im anderen Fall, d. h. wenn beide Theilungen des Kerns und der Zelle unterblieben, vier Centrosome dem Kern anliegen und von ihnen die Axenfäden in gleicher Zahl ausgehen (Fig. 269 *E—H*).

Offenbar hat man es hier mit häufig vorkommenden Abnormitäten zu thun, wie das aus dem Vorhergehenden zu erklärende Auftreten zweier Schwänze an solchen Riesenspermatozoen zeigt. Auch zwei Spitzenstücke können entstehen, wenn die Sphären getrennt blieben, gelegentlich vereinigen sich diese jedoch. Die recht verschiedenartige Umbildungsweise der Doppelspermatiden zu den Spermatozoen, in so fern erstere nicht überhaupt vorher zu Grunde gehen, characterisirt diese Vorgänge wie überhaupt das Vereinigtbleiben beider Zellen ebenfalls als Abnormitäten.

Abnorm grosse Samenzellen, die aber jedenfalls eine andere Bedeutung haben, da es sich um Spermatogonien handelt, sind auch sonst bei der Spermatogenese, z. B. neuerdings von MONTGOMERY (1900) für Peripatus, beschrieben worden.

b. Verschiedene Gestalt der Spermatozoen.

Weit schwerer zu verstehen als die abnorm grossen Spermatozoen der oben genannten Thiere und auch in ihrer Gestaltung völlig abweichend sind die Samenkörper, welche sich im Sperma verschiedener Gastropoden, speciell Prosobranchier, vorfinden. Die bekanntesten und wiederholt genauer studirten sind diejenigen von Paludina vivipara. Bei dieser Species findet man ausser den gewöhnlichen, mit korkzieherartig gedrehtem Kopf und zartem Schwanz versehenen Spermatozoen (Fig. 270 *B*) regelmässig und in grosser Anzahl die sog. wurmförmigen Samenkörper vor (Fig. 270 *A*, TH. v. SIEBOLD, LEYDIG, M. v. BRUNN, AUERBACH u. A.). Die wurmförmigen sind etwa doppelt so lang und auch viel dicker als die haarförmigen Spermatozoen (Fig. 270 *A* u. *B*); ein kurzer, als Kopf bezeichneter Abschnitt ist nur wenig deutlich abgesetzt, und am anderen Ende befindet sich ein Büschel zarter Fäden (Fig. 270 *C*); der ganze Samenfaden ist deutlich quergestreift.

Die nahe liegende Vermuthung, dass es sich um Bündel der in Ausbildung begriffenen haarförmigen Spermatozoen handeln könnte, ist nach der Darstellung der verschiedenen Forscher ganz ausgeschlossen. Jedenfalls zeigen die wurmförmigen Spermatozoen eine einheitliche Structur, wie auch aus v. ERLANGER's Darstellung hervor-

geht. Nach diesem Forscher endigt der das ganze Spermatozoon durchziehende Axenfaden mit einem Plättchen, auf welchem das Wimperbüschel aufsitzt (Fig. 270 *C*). Letzteres würde nach seiner Auffassung mit dem Endfaden anderer Spermatozoen zu homologisiren sein, und er sucht nach entsprechenden Vergleichen bezüglich der übrigen Theile. Da man die wurmförmigen Spermatozoen offenbar als einheitliche Gebilde anzusehen hat, und da eine Zusammensetzung der Geissel wie auch des Endstücks aus feinen Fäden von

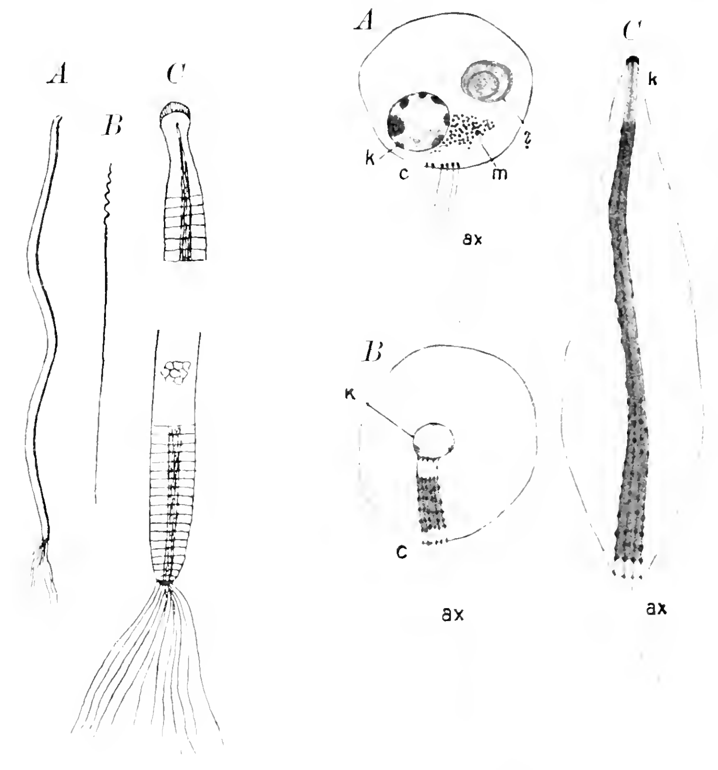


Fig. 270. *A* „wurmförmiges", *B* gewöhnliches („haarförmiges") Spermatozoon von Paludina vivipara, *C* die beiden Enden des wurmförmigen Spermatozoons bei stärkerer Vergrösserung, um dessen Structur zu zeigen (nach v. Brunn u. v. Erlanger).

Fig. 271. *A*—*C* Drei Stadien aus der Spermatogenese der wurmförmigen Samenfäden von Paludina vivipara (nach Meves).

ax Axenfäden, *c* Centrosome, *k* Kern, *m* Mitochondrienkörner.

den typischen Spermatozoen bekannt ist, so liesse sich das Wimperbüschel vielleicht derartig auffassen.

Auf die vielerlei Meinungen, welche man über die Bedeutung der wurmförmigen Spermatozoen geäussert hat, brauchen wir hier nicht einzugehen, da sie sich über den Werth blosser Vermuthungen kaum erheben. Jedenfalls darf man das als sicher betrachten, dass diese abweichend geformten Spermatozoen bei der Befruchtung des Eis keine Verwendung finden. Ob sie für die Ausbildung der haarförmigen Spermatozoen nöthig sind und deshalb während der Sper-

matogenese eine Zeit lang in besonders innigem Contact mit diesen stehen, also vielleicht eine ähnliche Function haben, wie wir sie von den alimentären Zellen im Hoden anderer Thiere (p. 482 ff. u. 492 ff.) noch kennen lernen werden, welcher Auffassung AUERBACH (1896) in seiner letzten, eingehenden Untersuchung über diesen Gegenstand huldigt, muss mindestens sehr zweifelhaft erscheinen.

Auch das Studium der Spermatogenese durch DUVAL (1879), M. v. BRUNN (1884), PLATNER (1885), AUERBACH (1896), v. ERLANGER (1898) u. A. gab bisher keine rechte Auskunft über die Natur der wurmförmigen Spermatozoen von Paludina; vorläufig wird auch durch die Bildungsweise bestätigt, dass es sich um einheitliche Gebilde handelt, indem die Samenbildungszellen und speciell die Spermatiden nur einen Kern enthalten; dagegen erfahren die Centrosome eine mehrfache Theilung, und jedem von ihnen kommt ein Axenfaden zu (Fig. 271 *A*), wie MEVES dies neuerdings festgestellt hat[1]). Nach ihm sind die Spermatocyten der haar- und wurmförmigen Spermatozoen anfangs gleich gross; erst später erfahren die letzteren gegenüber den ersteren eine sehr bedeutende Grössenzunahme. Während ihrer letzten Theilung findet die bereits erwähnte Vermehrung der Centrosome statt, die nunmehr an die Peripherie rücken, und von denen je ein Axenfaden auswächst (Fig. 271 *A*). In der Spermatide liegt ausser dem Kern noch ein bisher nicht näher bestimmbares Gebilde (die Sphäre?) und eine Ansammlung von Körnern, die Mitochondrien (vgl. p. 519, sowie Fig. 300 u. 314). Diese lagern sich, nachdem die stäbchenförmige Verlängerung, Durchschnürung und das Auswachsen der Centrosome gegen den Kern hin erfolgt ist (Fig. 271 *A* u. *B*), den so entstandenen Fäden auf und bilden Querbänder, deren Anzahl sich mit der fortschreitenden Längsstreckung der Zelle vergrössert (Fig. 271 *B* u. *C*); sie entsprechen der oben erwähnten Querstreifung des ausgebildeten Samenfadens (Fig. 271 *C*).

Sehr auffallend ist das Verhalten des Kerns bei der Ausbildung der wurmförmigen Spermatozoen, indem er immer kleiner und chromatinärmer wird (Fig. 271 *A* u. *B*). Ein Theil des Chromatins ist nach der letzten Theilung überhaupt nicht in den Kern aufgenommen worden, sondern blieb verstreut im Cytoplasma der beiden Tochterzellen liegen. Derartige Beobachtungen waren schon von CARNOY, AUERBACH u. KÖHLER (1892) gemacht worden und fanden ihre Bestätigung durch v. ERLANGER (1898), sowie neuerdings auch durch MEVES (1900). AUERBACH hatte besonders durch Anwendung seiner Doppelfärbung, welche die kernhaltigen Bestandtheile der Spermatozoen blau und das Uebrige roth färbt, die Abwesenheit jeglicher cyanophiler Substanz bei den wurmförmigen Spermatozoen festgestellt, die sich dadurch in auffallendem Gegensatz zu den haarförmigen Samenfäden befinden. Die spermatogenetischen Befunde bestätigten dann, dass die cyanophile Substanz zunächst in der Zelle verstreut wird, um schliesslich ganz zu schwinden. In wie weit damit freilich der von AUERBACH gezogene Schluss auf das gänzliche Fehlen der Kernsubstanz berechtigt ist, müssen weitere Untersuchungen zeigen.

Ganz ähnliche Vorgänge wie bei Paludina scheinen sich auch bei der Spermatogenese der noch zu erwähnenden Prosobranchier, speciell bei Murex brandarius, abzuspielen. Auch hier erleidet bei der Bildung

[1]) Wir erlauben uns hier, im Hinblick auf spermatogenetische Fragen, ebenso wie vorher (p. 459) bei Behandlung der sog. Riesenspermatozoen, bereits etwas vorzugreifen, um diese Dinge nicht nochmals behandeln zu müssen, und verweisen im Uebrigen auf den Abschnitt „Spermatogenese“ p. 497 ff.

der wurmförmigen Samenkörper der Kern eine Fragmentation, und die Kernstücke werden zum Theil zurückgebildet, zum Theil aber sollen sie Umwandlungen (in Axenfaden und Cilienbüschel) erfahren, die nach den heutigen spermatogenetischen Anschauungen nicht mehr als wahrscheinlich zu betrachten sind (Köhler 1892, Fig. 272 *B*).

Die zweierlei Spermatozoen finden sich auch noch bei einer Anzahl anderer Prosobranchier, bei denen die Gestalt der wurmförmigen Samenkörper mannigfaltigen Wandlungen unterworfen ist, obwohl sie sich anscheinend auf die Grundform eines stab- oder spindelförmigen Körpers mit einem Wimperbüschel am einen und einer wenig abgesetzten Parthie am anderen Ende zurückführen lässt. Freilich können diese Differenzirungen an den beiden Enden auch fehlen.

Bei den Murex-Arten findet sich in den Jugendstadien der Spermatozoen das Wimperbüschel vor (Fig. 272 *B*), ist aber im ausgebildeten Zustand nicht mehr vorhanden, sei es nun, dass es ganz verloren geht oder bei der weiteren Ausbildung von einem Protoplasmamantel umgeben wird, jedenfalls glaubt man beim Absterben dieser Spermatozoen ein Zurückziehen des Protoplasmas und Wiederauftreten des Wimperbüschels beobachtet zu haben.

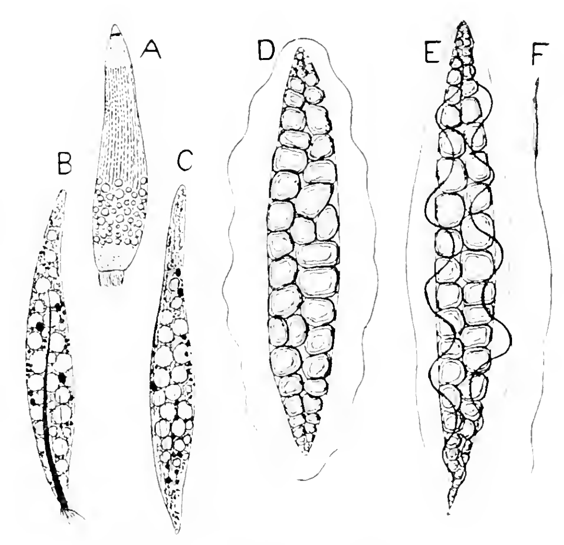


Fig. 272. „Wurmförmige" Spermatozoen *A* von Cypraea caput serpentis, *B* und *C* von Murex brandarius (*B* nicht ausgereift, *C* ausgebildet), *D* von Pteroceras lambis, *E* von Strombus lentiginosus, *F* gewöhnliches („haarförmiges") Spermatozoon der letzteren Art (*B* u. *C* nach R. Köhler, die übrigen Figuren nach Brock).

Während bei Murex trunculus die wurmförmigen Spermatozoen denen von Paludina ziemlich ähnlich, aber allerdings ohne Wimperbüschel sind, zeigen diejenigen von Murex brandarius eine spindelförmige Gestalt (Fig. 272 *B* u. *C*). Die so abweichend geformten Spermatosome können noch von einer undulirenden Membran eingefasst sein, wie dies von Brock bei Pteroceras und Strombus-Arten beobachtet wurde (Fig. 272 *D* u. *E*). Diese Membran umzieht den spindelförmigen Körper in Form einer Ellipse: während des Lebens laufen aber fortwährend Contractionswellen an ihr herab (Fig. 272 *E*), sie ist äusserst zart und geht leicht zu Grunde, in welchem letzteren Fall (ähnlich wie bereits oben für Murex erwähnt wurde) ein Wimperbüschel am einen Ende auftreten kann. Das Innere des Spermatozoenkörpers zeigt sich erfüllt von grossen, einander etwas abplattenden Körpern (Fig. 272 *B—E*), die ein stark glänzendes, fettähnliches Aussehen haben; das Ganze lässt sich vielleicht am besten mit einem Maiskolben vergleichen.

Bei den wurmförmigen Spermatozoen der Cypraea-Arten erscheint das Innere weniger dicht von den stark lichtbrechenden Körpern erfüllt (Fig. 272 *A*); der Körper zeigt eine Streifung, er ist am einen Ende stärker als am anderen Ende zugespitzt, und dieses bei der Bewegung nach vorn gerichtete Ende zeigt sich besonders differenzirt, indem hier ein kleines Käppchen aufsitzt. Am anderen Ende befindet sich ein Saum kurzer Härchen, die keine Bewegung zeigen sollen, obwohl den wurmförmigen Samenkörpern selbst eine solche zukommt.

Alle die genannten Prosobranchier besitzen ausser den wurmförmigen noch Spermatozoen von der gewöhnlichen Form (Fig. 272 *F*). Ueber die Bedeutung dieser abweichenden Spermatozoenformen konnte bei den betreffenden Thieren Sicheres bisher nicht festgestellt werden.

7. Verkuppelung mehrerer Spermatozoen.

Bei einigen Thieren findet sich die eigenthümliche und bisher nicht genügend erklärte Erscheinung, dass mehrere Spermatozoen sich mit einander vereinigen und noch im ausgebildeten Zustand derartig verbunden mit einander herumschwimmen, so dass man zunächst den Eindruck eines einzigen, mit zwei Schwanzfäden versehenen Spermatozoons gewinnt (Fig. 273 *A*). Der Kopf erscheint ganz einheitlich, da besondere Vorrichtungen getroffen sind, um die Köpfe zusammenzuhalten. Diese Erscheinung tritt uns bei ganz verschiedenen Thieren, nämlich bei den Schwimmkäfern und bei Beutelthieren, entgegen.

Bei Dytiscus, Colymbetes und anderen Schwimmkäfern findet man in den Hoden, den Vasa deferentia und noch im Receptaculum seminis des Weibchens gewöhnlich zwei Spermatozoen mit einander vereinigt (Ballowitz 1895, Auerbach 1893). Der Kopf des Spermatozoons ist bei den genannten Schwimmkäfern dreieckig etwa von der Form einer Messerklinge, die sich jedoch der Länge nach einbiegt, so dass eine Art von Tütenform zu Stande kommt (Fig. 273 *B*). Hierdurch, sowie durch eine zahnartige Vorragung am hinteren Theil des Kopfes und endlich durch eine Kittsubstanz protoplasmatischer Natur wird die feste Verbindung der beiden Köpfe ermöglicht (Fig. 273 *A* u. *C*). Wie schon erwähnt, ist die Verbindung eine sehr feste und lang andauernde, so dass die verkuppelten Paare noch innerhalb des weiblichen Körpers angetroffen werden; doch muss man wohl als sicher annehmen, dass eine Trennung der beiden Spermatozoen erfolgt, bevor dieselben in Function treten; thatsächlich ist eine solche auch von Ballowitz innerhalb der Samentasche beobachtet worden.

Nach Auerbach's Untersuchung sollte die Vereinigung der beiden Spermatozoen ziemlich vorübergehender Natur sein und eine Trennung derselben bereits im Leitungsapparat des männlichen Thieres oder noch früher erfolgen; nach Ballowitz hält sie dagegen länger an. Letzterer beschreibt, wie bei Colymbetes drei Spermatozoen mit einander verkuppelt vorkommen, und möchte die ganze Erscheinung mit den „Zusammenjochungen“ zahlreicher Spermatozoen vergleichen (p. 426), wie sie schon von früheren Beobachtern (v. Siebold, Stein) gesehen und neuerdings wieder von Gilson u. Ballowitz, von Letzteren als „Spermatozeugmen“ beschrieben wurden.

Die Spermatozoen von Didelphys virginiana (und jedenfalls auch anderer Beutelthiere) zeigen eine sehr complicirte und wohl ebenfalls zum Zweck der Vereinigung derartig gebildete Form des Kopfes. An den beiden mit einander vereinigten Spermatozoen ist vorn ein Bügel zu erkennen, welcher nach hinten beiderseits in eine Spitze ausläuft (Fig. 274 *A* u. *B*). Dazwischen ist eine dünne Platte ausgespannt, welche die beiden länglichen, von Selenka (1887) als die Kerne der beiden Spermatozoen bezeichneten Gebilde enthält. Hinten fügen sich dann zwei abgeplattete Stäbchen, jedenfalls die Mittelstücke ein, welche in die Schwanzfäden übergehen.

Auf welche Weise die Verbindung hergestellt wird, lässt sich aus der gegebenen Beschreibung schwer entnehmen. Ballowitz findet eine gewisse Uebereinstimmung mit den Verhältnissen bei den Dytisciden, zumal in Betreff des isolirten Spermatozoenkopfs (Fig. 274 *B*). Hierbei sei erwähnt, dass die Spermatozoen anderer Beutelthiere Köpfe von breiter, abgeplatteter, in zwei Schenkel ausgehender Form besitzen (Fürst 1887).

Fig. 273.



Fig. 274.

Fig. 273. *A* Doppelspermatozoon von Colymbetes fuscus, *B* isolirtes Spermatozoon, *C* Doppelspermatozoon von Hydaticus stagnalis (Vorderende bei stärkerer Vergrösserung, um die feineren Details des Kopfes zu zeigen) (nach E. Ballowitz).

Fig. 274. *A* Spermatozeugma von Didelphys virginiana, in langsamer Bewegung begriffen, *B* isolirtes Spermatozoon, durch Trennung des Spermatozeugma entstanden (nach E. Selenka).

Diese weichen in ihrer ganzen Gestalt offenbar stark von den oben geschilderten Spermatozoen ab oder sind doch in andere, zunächst nicht ersichtliche Beziehung zu ihnen zu bringen, vorausgesetzt, dass die von Didelphys gegebene Darstellung das Richtige trifft und nicht Form und Verbindung beider Spermatozoen etwas anders und in einer mit den Spermatozoen jener Beutelthiere mehr übereinstimmenden Weise aufzufassen sind.

Ueber die Bedeutung der zeitweisen Vereinigung zweier Spermatozoen ist schwer ein Urtheil zu gewinnen. Im letzteren Falle, nämlich bei Didelphys, soll sie nach SELENKA's Aussage die locomotorische Leistungsfähigkeit erhöhen und ihnen die Erreichung ihres Ziels erleichtern, indem sich die vereinigten Samenfäden in ihrer Vorwärtsbewegung unterstützen, isolirte Spermatozoen aber nur in unvollkommener Weise beweglich sind. Eine ähnliche Bedeutung möchte man der entsprechenden Erscheinung bei den Dytisciden zuschreiben, denn bezüglich der von AUERBACH ausgesprochenen Ansicht, es solle ein Austausch von Substanzen zwischen beiden Spermatozoenköpfen stattfinden, kann es sich natürlich nur um eine blosse, nicht einmal wahrscheinliche Vermuthung handeln, und dies um so mehr, als die Vereinigung erst nach vollzogener Ausbildung der Spermatozoen und nicht, wie man vielleicht vermuthen sollte, in einem früheren Entwicklungsstadium erfolgt. So liegen die Verhältnisse wenigstens bei den Schwimmkäfern, bei denen sich im vordersten Theil des Vas deferens nur einzelne d. h. nicht verkuppelte Spermatozoen finden und erst weiter hinten eine paarweise Vereinigung derselben eintritt. Daraus würde dann zu schliessen sein, dass Aehnliches auch für die Beutelthiere gilt und auch hier keine genetische Zusammengehörigkeit der beiden vereinigten Spermatozoen besteht.

Von vornherein würde man, wie gesagt, zu der Annahme geneigt sein, dass die beiden verkuppelten Spermatozoen in genetischem Zusammenhang mit einander stehen, und dies um so mehr, als bei manchen Formen abnormer Weise die letzte Spermatocytentheilung unterbleibt, trotzdem aber die beiden mit einander vereinigten Spermatiden zur Ausbildung gelangen und sich später vielleicht noch trennen (man vgl. hierzu auch das p. 459 über die Riesenspermatozoen Gesagte). Solche zu zweien vereinigte Spermatozoen werden nicht selten neben den normalen Samenfäden im reifen Sperma gefunden (z. B. beim Axolotl nach FICK).

II. Spermatogenese.

Die verschiedenen Arten der Spermatogenese im Vergleich mit der Eibildung.

Wie man von einer diffusen und localisirten Eibildung spricht, so kann man dasselbe auch bei der Spermatogenese thun. Dieselben Thierformen, welche die in Bildung begriffenen Eier unregelmässig vertheilt im Körper zeigen (Poriferen, Hydromedusen), lassen das gleiche Verhalten auch bezüglich der männlichen Geschlechtsproducte erkennen. Ganz ähnlich wie die jungen Oocyten können auch die männlichen Keimzellen nicht nur im Körper getrennt sich finden, sondern sie besitzen auch active Beweglichkeit, welche sie

z. B. bei den Hydroiden befähigt von ihrer ursprünglichen Lagerstätte aus dem Stamm in Seitenzweige und Geschlechtsknospen einzuwandern.

Weit schwieriger gestaltet sich ein Vergleich der Ei- und Samenbildung im Betreff der Entstehung und weiteren Ausbildung der beiderlei Geschlechtsproducte. Man wird allerdings ebenfalls von einer solitären und alimentären Samenbildung wie bei den betreffenden Formen der Eibildung sprechen dürfen, wird aber alsbald bemerken, dass die sich hierbei darbietenden Verschiedenheiten recht bedeutende sind. Dieselben stehen offenbar im engsten Zusammenhang mit der geringen Grösse und der enormen Zahl der erzeugten Spermatozoen, sowie mit ihrer abweichenden Form. Bestimmte Zellen, welche mit den heranwachsenden Spermatozoen in enge Beziehung treten und höchst wahrscheinlich zu ihrer Ernährung beitragen, also in entsprechender Weise wie bei der Eibildung wohl als Nährzellen bezeichnet werden dürfen, finden sich in den Hoden vieler Thiere, und ebenso spricht man in vielen Fällen von einem die heranwachsenden Spermatozoen umgebenden Follikel. Während aber bei der alimentären Oogenese die eine, sich immer mehr vergrössernde Oocyte mit einer, zumeist aber mit mehreren Nährzellen oder mit einer grösseren Zahl von Follikelzellen in Verbindung tritt, die für die Ausbildung des Eis nöthig erscheinen, kommen bei der Spermatogenese nur einige wenige solcher Hilfszellen auf eine grosse Menge von Samenzellen. Man sieht also bei der alimentären Eibildung eine Gruppe von Nährzellen dem Ei ansitzen oder viele Follikelzellen dasselbe umschliessen, bei der Spermatogenese hingegen wird ein ganzer Complex von Samenzellen durch einige stark abgeplattete Zellen zusammengehalten (Fig. 288, 293 u. 294 p. 483 u. 491), oder ein aus vielen Spermatozoen bestehendes Bündel tritt mit einer einzigen Hilfszelle in Berührung (Fig. 286, 289, 294—298). Dieses Verhalten hängt mit der fortgesetzten Theilung der männlichen Keimzellen und mit der geringen Grösse des Endproducts dieser Theilungen eng zusammen.

Mit diesen letzteren Erscheinungen, besonders mit den rasch wiederholten Theilungen der Keimzellen, steht auch die für die Spermatogenese sehr vieler Metazoen höchst characteristische Zusammenlagerung der Spermatozoen in grössere Gruppen oder Bündel in Zusammenhang. Man findet diese Spermatozoenbündel bei den höchsten wie bei den niedersten Metazoen und kann sie mit den Spermatozoidenbündeln in der Volvox-Colonie vergleichen. In vielen Fällen werden sie zweifellos aus den Descendenten einer sich fortgesetzt theilenden Keimzelle entstanden sein, indem dieselben in nächster Nähe gelagert und in einer — wenn auch nur losen — Verbindung mit einander blieben.

Wir berühren hiermit bereits die Frage nach dem morphologischen Werth der ausgebildeten Samenzelle. Es hat bekanntlich nicht an Stimmen gefehlt, welche das Spermatozoon nicht ohne Weiteres dem Ei gleichsetzten, sondern vielmehr die Summe der aus einer Keimzelle hervorgegangenen Spermatozoen als Aequivalent des Eis betrachteten. Im Hinblick darauf, dass auch die weibliche Keimzelle, ehe sie zum Ei wird, eine Anzahl Theilungen durchmacht, werden wir nicht anstehen, diejenigen Zellen, welche in beiden Fällen das Ende ihrer Theilungen er-

reicht haben, d. h. die gereifte Samen- und Eizelle, einander gleich zu stellen. Sie haben zuletzt ganz entsprechende Theilungszustände durchlaufen, als deren Resultat sich eine Gleichwerthigkeit wenigstens ihrer Kerne ergab, wenn auch die Zellen selbst, entsprechend ihrer verschiedenen Function, recht different ausgebildet erscheinen. Diese beiden Zellen sind es jedenfalls, die bei der geschlechtlichen Fortpflanzung (mit Ausnahme gewisser Fälle — Parthenogenesis) für die Hervorbringung des neuen Organismus erforderlich sind.

Die Vorgänge bei der Spermatogenese sind in Folge der so beträchtlichen Kleinheit der zelligen Elemente ausserordentlich schwer festzustellen, zumal es sich um so verwickelte Processe wie die mehrfach wiederholten Theilungen und die allmälige Umwandlung in die oft recht eigenartig gestalteten Spermatozoen handelt, wobei die Vertheilung der einzelnen Zellparthien auf die endgiltige Gestalt der Spermatozoen noch insofern besonders schwer zu erkennen ist, als dieselben während ihrer Herausbildung verschiedene, durch differente Structur und Form ausgezeichnete Phasen durchlaufen. Hieraus lässt es sich erklären, dass unsere Kenntniss der Spermatogenese eine weit unvollkommenere ist als diejenige der Eibildung, und dass es weit schwieriger ist, einen Ueberblick über dieselbe in einigermaassen systematischer Weise zu geben. Wir werden uns daher genöthigt sehen, ohne Rücksicht auf besondere Eignung, diejenigen Formen für die Darstellung auszuwählen, bei denen man durch wiederholte Untersuchungen eine möglichst lückenlose Reihe von Stadien zusammengebracht hat, und bei denen trotz der oben angedeuteten Schwierigkeiten eine gewisse Sicherheit in den erlangten Befunden besteht, die bei vielen anderen, mehr oder weniger eingehend und auch wiederholt studirten Objecten nicht im gleichen Maasse vorhanden ist oder auch gänzlich fehlt. Es betrifft dies vor allen Dingen die späteren Stadien der Spermatogenese, die letzten Theilungen und ganz besonders die Ausbildung der Spermatozoen, welche Vorgänge erst mit Hilfe der modernen Technik zu grösserer Klarheit gebracht werden konnten.

A. Entstehung und Differenzirung der zur Samenbildung verwendeten Zellen.

1. Diffuse und localisirte Spermatogenese. Herausbildung der männlichen Gonaden.

Es wurde bereits erwähnt, dass auch bezüglich der männlichen Geschlechtszellen eine diffuse Vertheilung im Körper bestehen kann, wie dies vor Allem bei den Poriferen der Fall ist. Im Parenchym gelegene, ziemlich grosse runde, den weiblichen Keimzellen nicht unähnliche Zellen sind es, welche die auch hier gruppen- oder bündelweise vereinigten Samenzellen aus sich hervorgehen lassen (Lieberkühn, F. E. Schulze u. A.). Diese Spermatozoenbündel findet man ähnlich wie die Eier in verschiedenen Gegenden des Körpers, und es darf in dieser Beziehung auf die für die Oogenese gegebene Darstellung verwiesen werden (p. 294).

Mit der Bildung der Spermatozoen ist schon bei den Spongien in so fern eine noch besonders zu erwähnende Erscheinung verbunden, als den Spermatogonien eine Zelle angelagert ist, von der angegeben wird, dass sie gleichen Ursprungs sei. Sie umwächst die Spermatogonien als „Deckzelle". übrigens können mehrere (2 bis 4) solcher

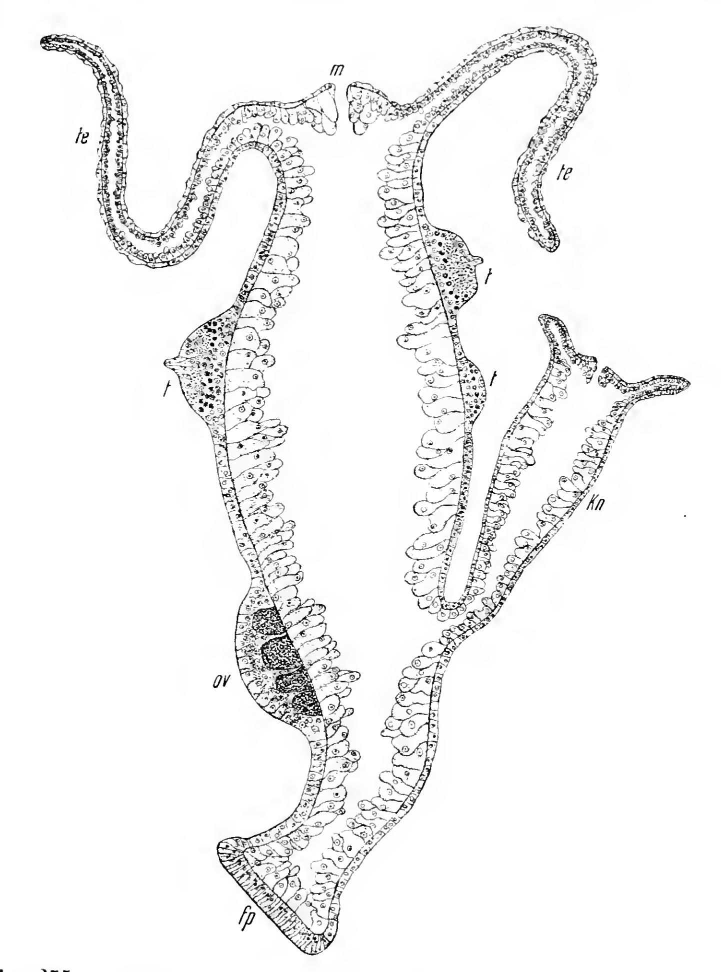


Fig. 275. Längsschnitt einer Hydra, die sich in geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung befindet; in etwas schematisirter Darstellung nach einem Schnitt gezeichnet, welcher gleichzeitig mehrere Hoden (*t*) in etwas verschiedenen Entwicklungsstadien, ein Ovarium (*ov*) und eine Knospe zeigte (nach Aders).
fp Fussplatte, *kn* Knospe, *m* Mundöffnung, *te* Tentakel.

Deckzellen vorhanden sein. Innerhalb dieser zelligen Hülle findet dann die Theilung der Spermatogonien bezw. Spermatocyten und die Ausbildung der Spermatozoen statt (F. E. Schulze, Polejaeff, Vosmaer, Fiedler). Da es sich bei den Deckzellen nicht um benachbarte Parenchymzellen handeln soll, welche etwa eine secundäre Hülle in der Umgebung der Samenzellen bilden, sondern Spermatogonien und

Deckzellen gleichen Ursprungs sein sollen, so würde man in diesen von platten, follikelähnlichen Zellen umgebenen Complexen von Samenzellen Spermatocysten vor sich haben, wie sie auch in anderen Abtheilungen des Thierreiches bis hinauf zu den Wirbelthieren bekannt sind (vgl. p. 483 u. 491).

In ganz ähnlicher Weise und wohl bei denselben Formen, wie wir dies oben für die Eibildung darstellten, geht die diffuse in eine localisirte Spermatogenese über. Ein Beispiel dafür bieten die

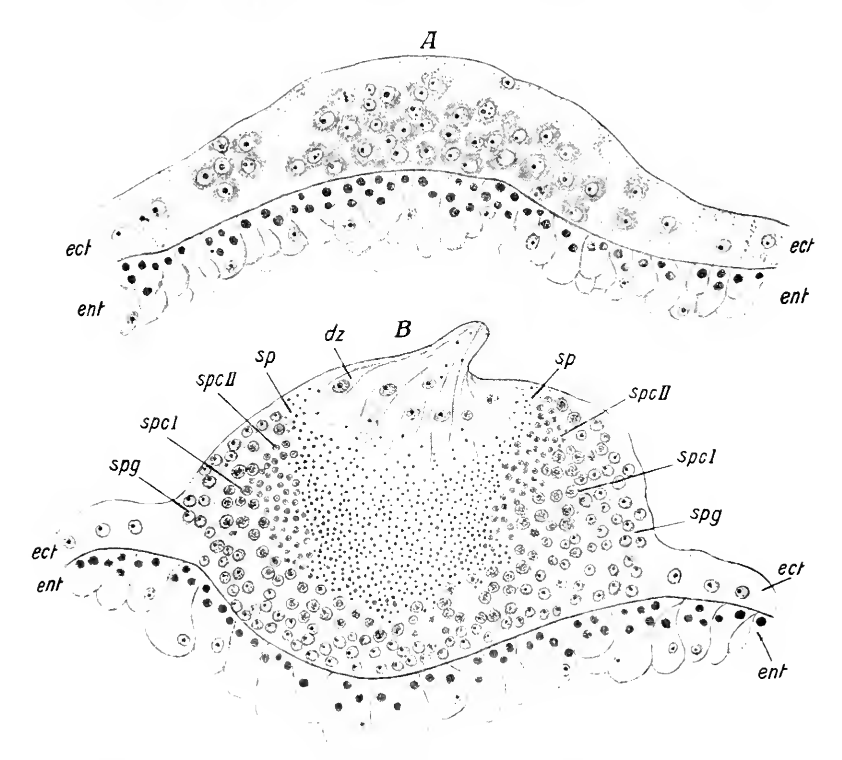


Fig. 276. Männliche Gonaden von Hydra, in Entstehung begriffen (*A*) und im ausgebildeten Zustand (*B*) (nach Untersuchungen von W. M. Aders).

dz Deckzellen, *ect* Ectoderm, *ent* Entoderm mit den dunkelgefärbten Zoochlorellen, *sp* Spermatiden und Spermatozoen, *spc I* u. *II* Spermatocyten erster und zweiter Ordnung, *spg* Spermatogonien.

Hydroidpolypen mit ihren wandernden männlichen Keimzellen (Weismann, Thallwitz). Aehnlich wie dies bereits für die Eibildung der betreffenden Formen (p. 299) erwähnt wurde, entsteht durch eine rege Vermehrung der Zellen der ectodermalen bezw. subepithelialen Schicht eine anfangs nicht sehr umfangreiche, später aber recht beträchtliche Ansammlung von Keimzellen.

Ein gutes Beispiel für die Entstehung dieser noch recht primitiven Geschlechtsorgane bietet Hydra. Während die Eier dieses Polypen mehr in den mittleren und unteren Parthien des Körpers ihren Ursprung nehmen, liegen die männlichen Keimdrüsen weiter oben, unter den Tentakeln (Fig. 275 *t* u. *or*). Ihre erste Anlage be-

steht in einer Vermehrung der subepithelialen Zellen, die dann grösser werden und sich gruppenweise zusammenhäufen, um schliesslich einen ziemlich umfangreichen Complex von Zellen zu bilden (Fig. 276 *A*). Diese Anlage der Gonade ist zunächst nur wenig gegen ihre Umgebung abgegrenzt, und auch äusserlich macht sie sich kaum oder doch nur durch eine unbedeutende Vorwulstung bemerkbar; später mit der fortschreitenden Vermehrung der Keimzellen und deren weiter gehender Differenzirung, erhebt sie sich mehr und bildet das bekannte Mamma-förmige Organ (Fig. 275 *t* u. 276 *B*); sie ist jetzt mit Samenzellen in sehr verschiedenen Ausbildungsstadien erfüllt, und von dem ectodermalen Epithel ist fast nur noch die aus den sog. Deckzellen bestehende Spitze übrig (Fig. 276 *B*). In ähnlicher Weise erfolgt auch bei anderen Cölenteraten die Bildung der gegen ihre Umgebung mehr oder weniger deutlich abgesetzten und zuweilen in verschiedene Abtheilungen zerfallenden männlichen Gonaden.

Eine erst beginnende Localisation in der Entstehung der Geschlechtsproducte lässt sich zum Theil auch noch bei den Würmern, speciell bei den Plathelminthen feststellen; sie führt ebenfalls zu der schon für Hydra beschriebenen Bildung der Hoden, die bekanntermaassen bei den meisten Würmern ebenso wie die Ovarien in guter Ausbildung vorhanden sind (vgl. hierzu p. 303 ff.).

Ein noch recht ursprünglicher Zustand der männlichen Geschlechtsdrüsen gibt sich darin zu erkennen, dass sie gegen ihre Umgebung noch wenig deutlich abgegrenzt im Parenchym des Körpers liegen und in ihnen selbst keine recht regelmässige Lagerung der einzelnen spermatogenetischen Stadien zu beobachten ist, wie dies bei Turbellarien und Nemertinen der Fall sein kann. Aehnliches gilt für jene als Wucherungen des peritonealen Epithels zu Stande kommenden und blosse Zellenhaufen darstellenden primitiven Hoden, wie sie recht verbreitet bei den Anneliden vorkommen (Fig. 222 *A* p. 365). Von ihnen lösen sich dann einzeln oder gruppenweise die Zellen ab, um in die Leibeshöhle zu fallen und hier ihre mit der Reifung und weiteren Ausbildung zusammenhängenden Umbildungen zu durchlaufen.

2. Die verschiedenen Zellenelemente des Hodens, ihre Vertheilung und Bezeichnung.

Durch festere Abgrenzung nach aussen und Umgeben mit einer meist bindegewebigen Hülle erlangen die Hoden eine grössere Selbstständigkeit; gleichzeitig pflegt sich auch eine gewisse Regelmässigkeit in der Anordnung ihrer zelligen Elemente einzustellen. Noch immer können die Hoden als compacte, von Zellen dicht erfüllte Organe erscheinen (Cölenteraten, Plathelminthen, Anneliden u. a.), doch treten bald Höhlungen in ihnen auf, und nunmehr hat man es mit sack- oder schlauchförmigen Organen zu thun, welche zumeist von einem Epithel ausgekleidet sind. Durch bindegewebige Septen, welche das Innere des Hodens in mehrere Abtheilungen zerlegen (Fig. 277), sowie durch das Auftreten kürzerer, acinusähnlicher oder längerer, schlauchförmiger Ausstülpungen erfährt der Bau des Hodens mannigfache Modificationen, auf welche hier nicht näher eingegangen werden soll.

An den Wandungen des Hodens oder seiner einzelnen Abtheilungen kann sich eine Schicht von Keimepithel finden, das aus einer einzigen oder auch aus mehrfachen Zellenlagen besteht (Arthropoden,

Mollusken, Echinodermen). Nach innen geht das Keimepithel über in die Masse der Spermatogonien, Spermatocyten und Spermatiden, welche das Lumen des Hodenschlauchs mehr oder weniger dicht erfüllen. Wir bedienen uns hier wie die meisten Autoren der im Wesentlichen von LA VALETTE ST. GEORGE herrührenden Bezeichnungen für die verschiedenen Generationen von Samenzellen.

Die jüngsten, den Urkeimzellen der Keimdrüsenanlage noch sehr nahe stehenden Zellen bezeichnet man als Keimzellen; sie vermehren sich durch Theilung und liefern die Spermatogonien; auch diese theilen sich wiederholt, und die Zellen, welche das Endproduct dieser Theilungen darstellen, nennt man Spermatocyten. Dieselben pflegen gewöhnlich eine Ruheperiode durchzumachen, während welcher sie zu einer bestimmten Grösse heranwachsen, und dann treten auch sie wieder in die Theilung ein. Man pflegt diesen Zellen den Namen der Spermatocyten I. Ordnung zu geben; aus ihrer Theilung gehen die Spermatocyten II. Ordnung hervor, welche sich sofort wieder theilen, ohne dass der Kern in die Ruhe zurückkehrt. Das Resultat dieser letzten Theilung sind dann die Spermatiden, welche sich direct zu den Spermatosomen oder Spermatozoen umbilden. Die Spermatocyte I. Ordnung liefert also zwei Spermatocyten II. Ordnung und jede von diesen wieder zwei Spermatiden, so dass demnach aus jeder Spermatocyte I. Ordnung vier Samenzellen (Spermatiden bezw. Spermatozoen) hervorgehen. Von den gesetzmässigen Vorgängen, welche sich bei diesen letzteren Theilungen innerhalb der Kerne vollziehen und den Vergleichspunkten, die sich mit den Vorgängen bei der Eireifung darbieten, soll erst im folgenden Capitel die Rede sein.

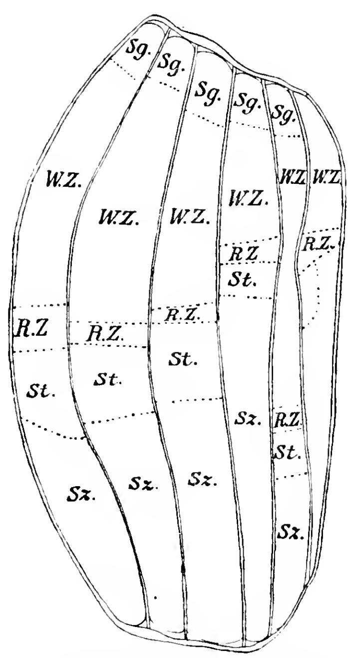


Fig. 277. Längsschnitt des reifen Hodens von Pentatoma nach MONTGOMERY (aus HÄCKER: Praxis und Theorie der Zellen und Befruchtungslehre).

Sg Zone der Spermatogonien (Keimzone), *WZ* Wachsthumszone, *RZ* Reifungszone, *St* Zone der Spermatiden, *SZ* Zone der Spermatozoen.

Wir sprachen zunächst von einem die Wand des Hodens bekleidenden Keimepithel; vielfach findet die Anordnung der zelligen Elemente auch in der Weise statt, dass man nach dem Ausbildungszustand derselben im Hoden oder dessen einzelnen Abtheilungen bestimmte Zonen unterscheiden kann (Fig. 278), und zwar in ganz ähnlicher Weise wie das in den weiblichen Keimdrüsen geschieht (p. 307 u. Fig. 164, sowie Fig. 210 p. 354). Naturgemäss wird dies besonders für schlauchförmige (Fig. 278) oder solche Hoden gelten, bei denen durch Ausstülpungen oder Scheidewände gesonderte Abtheilungen gebildet werden (Nematoden, Copepoden, Daphnoiden, Insecten u. a. (Fig. 277).

Das blinde Ende zeigt sich von verhältnissmässig kleinen Zellen dicht erfüllt, welche öfters in Mitose gefunden werden, dies ist die Keimzone: sie enthält die Keimzellen und Spermatogonien (E. van Beneden, O. Hertwig, Ishikawa, Häcker u. A.). In dem darauf folgenden Abschnitt, der sog. Wachsthumszone, vermisst man die Mitosen (Fig. 278), die Kerne befinden sich in Ruhe; die durch Theilung der Spermatogonien entstandenen Spermatocyten wachsen in diesem Abschnitt zu oft recht beträchtlicher Grösse heran, auch kann in ihnen, wie z. B. bei den Nematoden, eine Ablagerung dotterähnlicher Substanzen erfolgen, so dass die Samenzellen in dieser Hinsicht eine gewisse Uebereinstimmung mit den weiblichen Geschlechtszellen zeigen. Hieran schliesst sich dann die Reifungszone (Fig. 277 u. 278), in welcher die Theilung der Spermatocyten und ihre Umwandlung in die Spermatiden vor sich geht. Damit ist die Lieferung von Samenzellen abgeschlossen, denn die Spermatiden bilden sich direct zu den Spermatozoen aus.

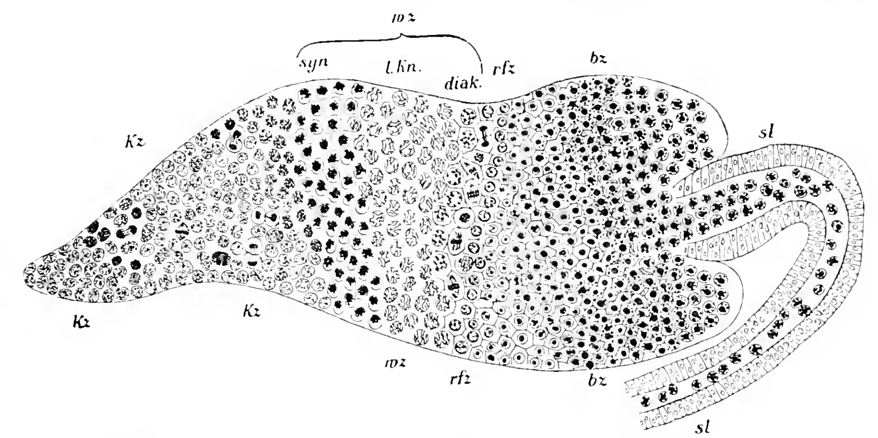


Fig. 278. Hoden mit Ausführungsgang von Heterocope saliens (nach V. Häcker)[1]).

kz Keimzone, *wz* Wachsthumzone (*syn* Synapsis [dichter Knäuel], *l. kn.* und *diak.* lockerer und segmentirter Knäuel [Diakinese]), *rfz* Reifungszone, *bz* Bildungszone, *sl* Samenleiter mit Spermatozoen.

Dieser Vorgang vollzieht sich entweder in dem an die Reifungszone sich anschliessenden Endabschnitt des Hodens oder im Leitungsapparat, wohin die Spermatozoen unterdessen geführt worden sind.

Die Differenzirung der Spermatozoen aus dem zelligen Inhalt des Hodens kann auf sehr verschiedenartige Weise erfolgen. Wie erwähnt, zeigt sich die Innenwand des Hodens öfter von dem Keimepithel ausgekleidet. Es läge also nahe, dass diese die Wand bekleidenden Zellen sich an Ort und Stelle stark vermehrten, um nach Vollzug der letzten Theilung sich abzulösen und in das Lumen des Hodenschlauchs zu fallen.

Die Spermatozoen würden dann einfach als frei gewordene Zellen eines Wimperepithels erscheinen, als welche man sie aus nahe liegenden Gründen vielfach aufgefasst hat. Thatsächlich können die Spermatozoen

---

[1]) Herr Professor Häcker hatte die grosse Freundlichkeit, dieses instructive Bild für unser Lehrbuch anzufertigen, wofür wir ihm auch hier unseren verbindlichen Dank aussprechen.

in Form eines einschichtigen Epithels, mit den Köpfen der Wand anliegend, die Schwänze gegen das Lumen gerichtet, angeordnet sein, wie man dies in den Gonaden der Medusen beobachtet hat; aber diese Anordnung scheint mehr secundärer Natur zu sein und erst von den fast ausgebildeten Spermatozoen angenommen zu werden. Als Epithel, freilich in mehrschichtiger Lage und wenig regelmässiger Anordnung können die Samenzellen auch bei den Echinodermen auftreten.

Man trifft gelegentlich, so z. B. bei den Hirudineen, Wimperepithel als Auskleidung der Hodenbläschen oder eines Theils derselben an (Leydig 1851, Schuberg 1899), doch lösen sich derartige Zellen offenbar nicht ab, um zu Samenzellen zu werden, sondern diese entstehen durch Theilung derjenigen Zellen, welche schon von der Embryonalentwicklung her in der Höhlung des Hodens vorhanden sind. Es handelt sich also bei diesen wimpernden Zellen nicht um Keimzellen.

In Wirklichkeit scheint eine epitheliale Anordnung der Samenzellen, bei welcher man ohne Weiteres von einer Ablösung der Spermatozoen als Flimmerzellen sprechen könnte, wenig oder kaum vorzukommen, sondern die in Ausbildung begriffenen männlichen Geschlechtszellen zeigen vielmehr die gleiche Anordnung, welche uns schon bei den Spermatozoiden der einzelligen Organismen (Volvox, Sporozoen) entgegen tritt. In Folge rasch auf einander folgender Theilungen der Spermatogonien kommen jene schon erwähnten Bündel von Spermatozoen zu Stande, die bei den Metazoen sehr verbreitet sind und sich von den Spongien bis zu den Vertebraten finden. Man wird schon deshalb in dieser eigenartigen Anordnung der in Ausbildung begriffenen Spermatozoen einen ursprünglichen Character der Spermatogenese zu suchen haben.

Im Allgemeinen ist die Anordnung der Spermatozoen in Bündel darauf zurückzuführen, dass dieselben Abkömmlinge einer Zelle sind und bei ihrer fortgesetzten Theilung mit einander in Zusammenhang blieben. Dadurch wird der Vergleich mit den Spermatozoidenbündeln der Einzelligen abermals nahe gelegt, denn auch sie nehmen ihren Ursprung aus der gleichen Zelle. Uebrigens werden wir auch solche Fälle kennen lernen, in welchen die Spermatozoenbündel erst secundär entstehen, und es mindestens zweifelhaft, wenn nicht unwahrscheinlich ist, dass die zu einem Bündel gehörigen Spermatozoen von derselben Spermatogonie herstammen. Zu diesen Fällen dürfte das schon früher (p. 467) betrachtete Verhalten der Amnioten gehören, bei denen die Spermatozoenbündel dadurch zu Stande kommen, dass die bereits ziemlich weit umgebildeten Spermatiden sich in die Nährzellen einsenken (Fig. 296—298 p. 494). Aehnlich liegen die Verhältnisse bei den Gastropoden, wenn auch bei ihnen die Verbindung mit den Nährzellen schon weit früher auftritt (Fig. 285 u. Fig. 286 p. 482).

Hier dienen die Nähr- oder Stützzellen den Spermatozoen als Basis, doch hörten wir schon, dass sie das ganze Bündel auch in Form einer zelligen Hülle umgeben können (Fig. 287, 293 u. 294). Offenbar fällt diesen accessorischen Elementen des Hodens in der genannten Hinsicht und besonders für die Ernährung der in Ausbildung begriffenenen Samenzellen eine wichtige Rolle zu.

Der mit dem Auftreten von Hilfszellen verbundenen (alimentären) Spermatogenese scheint eine weit grössere Verbreitung zuzukommen als derjenigen, bei welcher diese Hilfszellen gänzlich fehlen. Die Ver-

hältnisse liegen also ganz ähnlich wie bei der Eibildung. Bei der Spermatogenese kommt aber noch eine andere Einrichtung hinzu, nämlich die Verbindung der in Ausbildung begriffenen Spermatozoen mit kernlosen Protoplasmamassen, denen ebenfalls eine ernährende Function zugeschrieben wird. Es sollen diese verschiedenen Formen der Spermatogenese zunächst betrachtet werden, doch bewegt man sich dabei in so fern auf etwas schwankendem Boden, als man dieselbe nur von verhältnissmässig wenigen Formen und von diesen wieder zumeist nicht genau genug kennt, um einigermaassen Sicheres über diese Vorgänge und ihre Verbreitung bei den einzelnen Abtheilungen des Thierreichs aussagen zu können.

3. Samenbildung ohne Betheiligung von Hilfszellen.

Soviel man aus den bisherigen Untersuchungen ersehen kann, kommt bei den Cölenteraten und Echinodermen eine Spermatogenese ohne Hilfszellen vor, doch wird man aus der Thatsache, dass sich bei den erstgenannten Thieren auch Spermatozoenbündel vorfinden, darauf schliessen dürfen, dass bei ihnen ähnliche Einrichtungen wie bei anderen Metazoen bestehen, deren Spermatozoen bündelförmig angeordnet sind, treten doch bereits bei den Poriferen solche Hilfszellen der Samenbildung auf, wie weiter oben (p. 469) gezeigt wurde. Das Vorkommen besonderer Zellschichten, welche ernährende Substanzen für die in Ausbildung begriffenen Spermatozoen liefern, wie sie für Cölenteraten und Echinodermen beschrieben worden sind, soll später in anderer Verbindung noch Erwähnung finden (p. 484).

4. Alimentäre Spermatogenese.

Die Grenze zwischen der alimentären Spermatogenese und derjenigen ohne Betheiligung von Hilfszellen ist in so fern schwer zu ziehen, als bei der Spermatogenese vielfach kernlose Protoplasmacomplexe eine gewisse Rolle für die Heranbildung der Spermatozoen zu spielen scheinen und andererseits diese Gebilde mit anderen kernhaltigen, d. h. aus Zellen bestehenden eine grosse Uebereinstimmung zeigen (Fig. 280—282 p. 478).

a. Die Rhachis der Nematoden.

Ohne Betheiligung von Nährzellen sehen wir die Samenzellen der Nematoden sich differenziren und heranwachsen, doch ist bei ihnen der gleiche Vorgang wie bei der Eibildung dieser Thiere zu beobachten (vgl. p. 310), indem die Spermatogonien durch Stiele mit einem inmitten der Hodenröhre gelegenen Protoplasmastrang, der Rhachis, in Verbindung bleiben (Fig. 279). Dieser Strang hat in der Nähe des blinden Endes der Hodenröhre die Gestalt einer einfachen Lamelle, an welcher die Keimzellen mit kurzen Stielen ansitzen (Fig. 279 *A*); weiter nach hinten, d. h. in den dickeren Parthien des Hodenschlauchs, wo die Zahl der in ihm enthaltenen Keimzellen immer grösser wird, ändert sich das Bild in so fern, als die Rhachis nach verschiedenen Richtungen, übrigens in sehr regelmässiger Anordnung Ausläufer ausschickt und dadurch secundäre Lamellen gebildet werden, mit denen oder mit deren weiteren Verzweigungen die Hodenzellen nunmehr in Verbindung stehen (Fig. 279 *B*), Munk 1858, van Beneden und Julin 1884, O. Hertwig 1890).

Späterhin nimmt die Rhachis eine weit unregelmässigere Gestalt an, indem zunächst die mittleren Parthien schwinden und dann auch die peripheren Theile allmälig aufgebraucht werden; schliesslich sieht man nur noch kleinere Gruppen von Hodenzellen mit den letzten Resten der Rhachis und unter sich zusammenhängen, bis am Ende in den weiter nach hinten gelegenen Parthien der Hodenröhre alle Zellen ihre Verbindung mit der Rhachis aufgeben. Dies ist erst in der Reifungszone der Fall: denn auch die Spermatocyten, welche die erste Theilung vollzogen haben, aber noch durch eine Cytoplasmabrücke vereinigt sind, bleiben zunächst an der Rhachis sitzen, und das Gleiche ist auch nach der zweiten Theilung der Spermatocyten noch zu beobachten, so dass man jetzt Gruppen von je vier Zellen unter sich vereinigt findet.

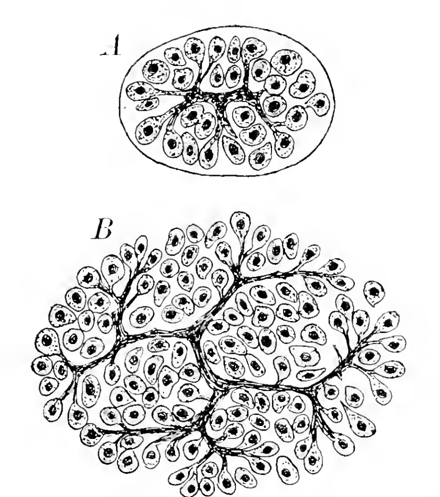


Fig. 279. Querschnitt *A* durch eine der feinsten Hodenröhren, *B* durch eine etwas dickere Hodenröhre, beide im Bereich der Keimzone, die Rhachis mit den daran hängenden Spermatogonien zeigend (nach O. Hertwig).

Ermöglicht wird dies dadurch, dass nach Vollzug der beiden genannten Theilungen zwischen den vier Zellen Protoplasmaverbindungen erhalten bleiben oder, wie man ebenfalls vermuthet hat, eine besondere Substanz von ihnen zum Zweck der Vereinigung ausgeschieden wird, der sog. Cytophor von van Beneden und Julin. O. Hertwig ist der Meinung, dass auch diese letztere Einrichtung mit dem Vorhandensein der Rhachis im Zusammenhang steht.

Es kann wohl kaum einem Zweifel unterliegen, dass dem die Keimzellen verbindende Protoplasmastrang eine ernährende Function zukommt, wofür jedenfallls auch die in der Rhachis und besonders in ihren feineren Ausläufern auftretenden Deutoplasmakörnchen sprechen, die mit den in den Spermatogonien vorhandenen Dotterkörnern grosse Uebereinstimmung zeigen. Es scheint, dass bei der grossen Menge vorhandener Zellen eine Anzahl derselben nicht die genügende Ernährung findet, sondern von der Rhachis abgedrängt wird und in Folge dessen verkümmert. Solche kleine und anscheinend ganz degenerirte Zellen, die sog. Zwischenkörperchen O. Hertwig's (Globes résiduels V. B. et J.), finden sich vereinzelt zwischen den Keimzellen der Hodenröhre vor und haben zu recht verschiedenartigen Deutungen Veranlassung gegeben (van Beneden und Julin, O. Hertwig, Lameere 1890, v. Wasielewski 1893).

Männliche Keimzellen, die im Hoden zu Grunde gehen, und deren Substanz möglicher Weise zur Ausbildung anderer Spermatiden verwendet wird, werden wir weiterhin noch bei verschiedenen Thierformen kennen lernen (p. 485 ff.), und ähnliche Körperchen, die ebenfalls als abortive Keimzellen aufgefasst werden, finden sich in den Ovarien, z. B. bei Copepoden (Häcker). Uebrigens kommen auch im Hoden anderer Thiere, z. B. der Lepidopteren und Araneïnen, ähnliche kleine protoplasmatische Körperchen vor, die jedoch keine wirklichen Zellen darstellen, sondern

wohl als bei der Theilung der Zellen zurückbleibende Reste aufzufassen sind. So verhält sich dies jedenfalls bei der Spermatogenese der Spinnen, bei denen J. WAGNER die in Ausbildung begriffenen Spermatiden anfangs durch Reste der Verbindungsfasern und später durch runde cytoplasmatische „Verbindungskörper“ zusammengehalten fand (Fig. 312 p. 519). Dieselben sind so isolirt, dass sie wohl ebenso wie ein Theil des nicht in die Bildung des Spermatozoons eingehenden Cytoplasmas abgeworfen werden und sich zwischen den übrigen Hodenzellen finden.

Es besteht die Neigung, das Zustandekommen der Rhachis dadurch zu erklären, dass im blinden Ende der Hodenröhre ein Syncytium vorhanden sei und an diesem von der Peripherie her durch Auftreten von Zellgrenzen und allmäliges Abheben der Keimzellen die Differenzirung der letzteren erfolge. Andererseits wird ausdrücklich betont, dass auch am blinden Ende der Keimzone von vorn herein eine vollständige Abgrenzung der Zellen gegen einander festzustellen sei (v. WASIELEWSKI), und dann müsste also eine nachträgliche Verschmelzung der Keimzellen zur Bildung der Rhachis angenommen werden bezw. eine solche Vereinigung, wie sie sich durch eine unvollständige Trennung der Zellkörper bei der Theilung von selbst ergibt, und wie sie in den späteren Stadien ganz sicher stattfindet.

Die sehr nahe liegende Vermuthung, die Rhachis könne möglicher Weise cellulärer Natur sein und ihren Ursprung vielleicht den im blinden Ende der Hodenröhre verhältnissmässig grossen Epithelzellen verdanken, die besonders von WASIELEWSKI eingehender beschrieben wurden, wird durch nichts bestätigt, da unseres Wissens Zellkerne in der Substanz der Rhachis bisher nicht nachgewiesen worden sind.

b. Die Bildung eines Cytophors.

Die Rhachis der Nematoden erinnert bis zu einem gewissen Grade an jenes in der Spermatogenese der wirbellosen Thiere ziemlich verbreitete Gebilde, welches man als Cytophor oder Blastophor bezeichnet.

Bei den Turbellarien und in ähnlicher Weise bei den Anneliden (Lumbricus, Branchiobdella u. a.), sowie bei Sagitta findet man die Samenzellen nicht nur zu Bündeln vereinigt, sondern in deren Mitte ist eine mehr oder weniger umfangreiche, meist kugelförmige Protoplasmamasse vorhanden, an deren Oberfläche die Spermatocyten oder Spermatiden lose und ziemlich unregelmässig oder aber dicht gedrängt, und dann mehr in Form eines Epithels angeordnet erscheinen (Fig. 280 *B* u. 282 *B*). Anfangs sind es nur wenige durch Theilung aus einander entstandene Zellen, welche wie durch Stiele mit einander in Verbindung stehen (Fig. 280 *A*), und so zeigt dieses Bild eine entschiedene Aehnlichkeit mit den durch eine Rhachis vereinigten Zellen. Später häuft sich in der Mitte eine grössere Menge von Protoplasma an, ohne dass Kerne in ihr auftreten (Fig. 280 *B* u. *C*). Mit diesem Cytophor bleiben die Spermatocyten oder Spermatiden so lange vereinigt, bis sie eine gewisse Ausbildung erlangt haben (Fig. 281, 282 *C*) und sich ablösen. Offenbar muss eine Protoplasmaverbindung zwischen dem Cytophor und den heranwachsenden Spermatosomen bestehen, welche einen Austausch von Substanzen, wohl zum Zweck einer besseren Ernährung der letzteren ermöglicht (JENSEN 1883, BÖHMIG 1890, VOIGT 1885, BOLLES LEE 1888, BLOOMFIELD 1880, CALKINS 1895 u. A.).

Eine dem Cytophor ganz ähnliche Einrichtung kommt dann zu Stande, wenn die durch die beiden letzten Theilungen der Spermatocyten entstandenen Zellen zunächst durch eine gemeinsame Cytoplasmamasse mit einander vereinigt bleiben, um sich erst später zu

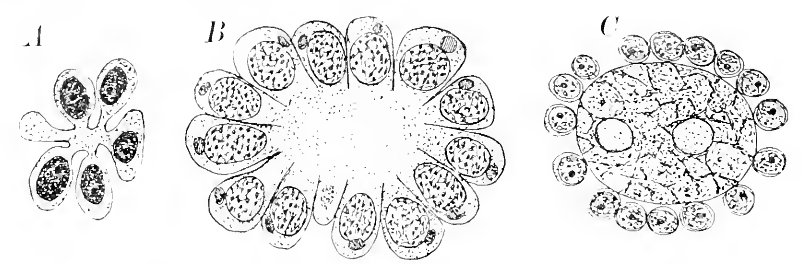


Fig. 280. *A* Spermatogoniengruppe, durch eine centrale Plasmamasse (Cytophor) vereinigt, von Plagiostoma sulphureum, *B* und *C* Cytophor mit umgebenden Spermatocyten von Lumbricus und Branchiobdella (nach Böhmig, Calkins u. Voigt).

trennen, wenn die Ausbildung der Spermatozoen schon weit vor sich gegangen ist, wie sich dies bei den Araneïnen beobachten lässt (J. Wagner). Die Kerne der Spermatiden stecken in der ziemlich umfangreichen Cytoplasmakugel, während die Schwänze radial abstehen. Ein Vereinigtbleiben sich theilender Samenzellen durch Protoplasmabrücken ist auch sonst noch öfters zu beobachten (Fig. 288 p. 483, sowie Fig. 312 u. 313 p. 519).

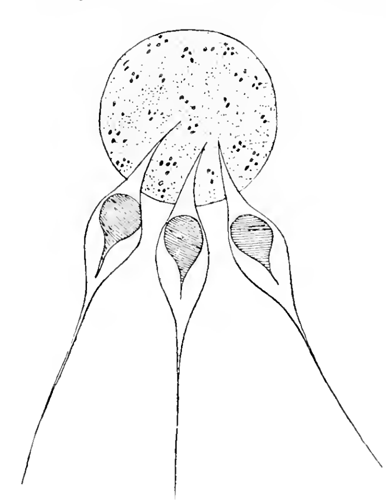


Fig. 281. Cytophor mit drei anhängenden Spermatiden von Plagiostoma vittatum (nach Jensen).

Als höchst auffällig und bemerkenswerth ist es anzusehen, dass nicht nur kernlose, sondern auch kernhaltige Cytophore gebildet werden, und zwar kommen solche ebenfalls bei Anneliden, d. h. also bei nahen Verwandten derjenigen Formen vor, die einen kernlosen Cytophor besitzen. Bei Clitellio erfolgt die Bildung eines solchen kernhaltigen Cytophors nach Jensen's Darstellung auf die Weise, dass im Innern des aus einer grossen Zahl von Spermatocyten gebildeten Zellencomplexes (der sog. Spermatogemme) eine Anzahl Zellen zusammenfliesst und nun die Basis für die ganz wie bei den kernlosen Cytophoren auf ihnen aufsitzenden Spermatiden bilden. Anfangs lassen sich noch die Grenzen dieser inneren „Nährzellen“ unterscheiden; später fliessen die Zellkörper in einander, und nur ihre Kerne geben noch von dem zelligen Ursprung des Cytophors Zeugniss (Fig. 282 *B*).

Auffallender Weise sollen nach Jensen bei derselben Art (Clitellio arenarius) ausser den kernhaltigen auch noch kernlose Cytophore vorkommen, deren Entstehung dann auf dieselbe Weise erfolgen würde, wie wir es oben für die Turbellarien u. a. zeigten. Wenn die Dar-

stellung von der Bildung kernhaltiger Cytophore das Richtige trifft, wie es den Anschein hat, so drängt sich die Ueberzeugung auf, dass möglicher Weise im zweiten Fall ein Uebersehen der Kerne stattgefunden haben möchte. Die Methode dieser im Uebrigen vortrefflichen Untersuchungen Jensen's könnte eine solche Vermuthung bestätigen.

Ein kernhaltiger, durch Umwandlung einer Anzahl centraler Zellen der Spermatogemme entstandener Cytophor wird von Jensen auch bei einem Opisthobranchier, Triopa clavigera, beschrieben (Fig. 282 *A*), und mehr oder weniger umfangreiche Cytophore finden sich auch bei anderen Mollusken, so bei Cymbulia und Sepia (Fig. 282 *C*). Ueberhaupt darf wohl angenommen werden, dass sich bei genauerer Kenntniss der Spermatogenese eine grössere Verbreitung dieser Einrichtung herausstellen wird; so sei noch erwähnt, dass auch bei den Bryozoen ein Cytophor mit regelmässig epithelartig angeordneten Spermatiden vorkommt (Korotneff 1888, Kräpelin 1892, Braem 1897). Seine Entstehung möchte man nach der grossen Uebereinstimmung mit anderen kernlosen Cytophoren in gleicher Weise wie bei diesen annehmen, jedoch soll er nach Braem's Darstellung secundär durch Verschmelzung der Samenzellen nach Vollzug ihrer letzten Theilung zu Stande kommen.

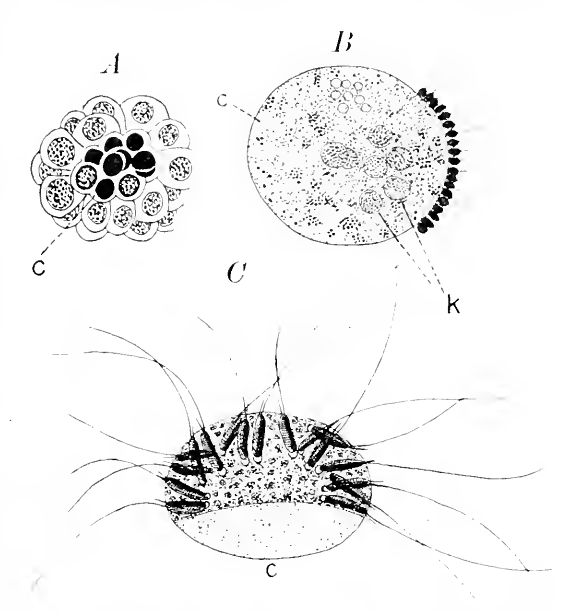


Fig. 282. Cytophor *A* von Triopa clavigera, aus degenerirenden Zellen der „Spermatogemme" gebildet, *B* von Clitellio arenarius, *C* von Sepia officinalis, beide mit einer Anzahl daran festsitzender Spermatiden (*A* und *B* nach Jensen, *C* nach Pictet). *c* Cytophor, *k* Kerne.

Wenn es sich um Cytophore handelt, die aus Zellen zusammengesetzt sind, so wird man diese letzteren ohne Weiteres mit den Nährzellen anderer Thiere vergleichen dürfen, sieht man doch z. B. bei den Mollusken (Gastropoden) Bündel von Spermatozoen mit solchen Basalzellen in Verbindung treten (Fig. 285 u. 286). Denkt man sich die Basalzelle ganz von den Spermatiden umgeben, also in's Innere des Samenzellenbündels gerückt, so erhält man den Cytophor (vgl. hierzu auch p. 481 u. 482). Die Vermehrung der Zellenzahl erscheint dabei kaum als wesentlich. Solche Cytophore würden sich also bei anderen Mollusken z. B. bei Triopa (Fig. 282 *A*) finden und nach dem, was wir an Schnitten durch die Hoden von Cephalopoden sahen, müssen wir es für nicht unwahrscheinlich halten, dass auch hier hinsichtlich ihres Cytophors ähnliche Verhältnisse vorliegen, doch würde bei ihnen die Herleitung desselben von einer einzigen Zelle anscheinend noch mehr in Betracht kommen.

c. Die Verson'sche Zelle der Insecten.

Eine grosse Aehnlichkeit mit dem Cytophor besitzt die zuerst beim Seidenspinner beobachtete VERSON'sche Zelle, die sich nach CHOLODKOWSKY mit gewissen Modificationen auch bei einer Reihe anderer Insecten (Lepidopteren, Neuropteren, Hemipteren) findet. Es handelt sich um eine grosse, Protoplasma-reiche Zelle, in deren Oberfläche sich ganz ähnlich wie beim Cytophor viele Keimzellen ein- und anlagern (Fig. 283). Man nahm zunächst an, dass diese Zelle durch fortgesetzte Theilungen Spermatogonien aus sich hervorgehen lasse (VERSON 1889 und 1894, CHOLODKOWSKY 1894), doch ist es weit wahrscheinlicher, dass sie ähnlich wie der Cytophor eine ernährende Function hat (TOYAMA 1894, TICHOMIROW 1898).

v. LA VALETTE ST. GEORGE (1897), der diese Verhältnisse ebenfalls untersuchte, fasst die VERSON'sche Zelle als eine umgewandelte Spermatogonie auf, da er sie aus einer verhältnissmässig kleinen und den umgebenden Spermatogonien ähnlichen Zelle sich entwickeln sah. Allmälig wächst diese kleinere VERSON'sche Zelle heran und nimmt die characteristische Structur ihres Kernes und Cytoplasmas an, welche sie in den späteren Stadien auszeichnet (Fig. 284).

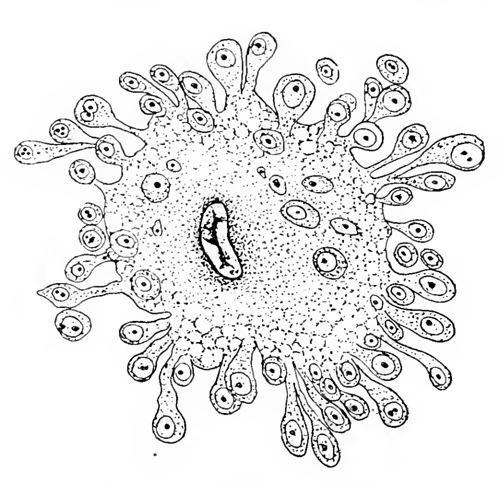


Fig. 283. Verson'sche Zelle mit den ansitzenden Spermatogonien von Bombyx mori. In der Mitte der grosse Zellkern (nach TOYAMA).

Wenn auch VON LA VALETTE St. G. die VERSON'sche Zelle als „Stütz- und Ernährungszelle" auffasst, so hebt er doch mit Recht hervor, dass sie nicht vollständig gleichwerthig mit der sog. Fusszelle der Spermatocysten ist, denn während mit dieser eine Anzahl von Spermatocyten bezw. Spermatiden in Verbindung tritt, sind es hier Spermatogonien, welche sich an die VERSON'sche Zelle anlegen; auch sind sie nicht von vornherein derartig zusammengehörig wie die in einer Spermatocyste enthaltenen Zellen, sondern die Beziehungen sind freiere, ähnlich etwa, wie wir sie von den Basalzellen der Mollusken kennen lernen werden. Spermatocysten werden auch hier, aber erst im weiteren Verlauf der Theilung der Spermatogonien, gebildet (TICHOMIROW, TOYAMA) und finden sich ganz in der Nähe der mit der VERSON'schen Zelle verbundenen Spermatogonienschicht (Fig. 284); sie enthalten Cystenkerne, so dass also die alimentären Zellen bei den betreffenden Insecten in zweierlei verschiedener Form vertreten sind.

Es ist jedenfalls von Interesse, dass sich im Ovarium des Seidenspinners (und nach GRÜNBERG auch in demjenigen von Phalera, Gastropacha u. Pieris) eine ganz ähnliche Einrichtung wie im Hoden findet, indem ebenfalls am blinden Ende der Eiröhre eine grosse (VERSON'sche) Zelle

auftritt, welche zu den Oogonien in demselben Verhältniss wie die des Hodens zu den Spermatogonien steht (Fig. 216 p. 359, TOYAMA 1894, v. LA VALETTE St. G. 1897). Hat die VERSON'sche Zelle auch im Ovarium die Bedeutung einer Nährzelle, so würde dieses Verhalten in so fern als besonders auffällig anzusehen sein, als für gewöhnlich eine Oocyte mit einer oder mehreren, oft sogar mit recht vielen Nährzellen in Verbindung steht, hier jedoch das umgekehrte der Fall ist und auf eine „Nährzelle" eine ganze Anzahl von Keimzellen (Oogonien) kommt. Zum Teil handelt es sich um recht junge Ovarien, in denen die definitiven Zellenelemente der Eiröhre noch weit von ihrer Ausbildung entfernt sind (Fig. 216 p. 359), doch ist die VERSON'sche Zelle nicht nur in jungen Ovarien, sondern auch in denjenigen völlig ausgewachsener Raupen mit bereits differenzirten Eiröhreninhalte vorhanden, wie durch Untersuchungen von C. GRÜNBERG (1901) an Bombyx mori, Phalera bucephala u. Gastropacha rubi festgestellt wurde.

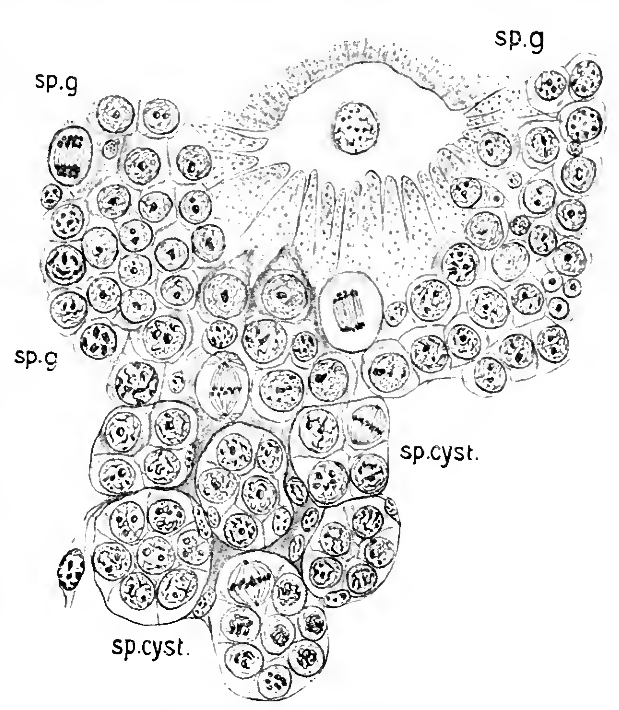


Fig. 284. Grosse Verson'sche Zelle aus dem Hoden von Gastropacha rubi mit Spermatogonien (*sp. g.*) und Spermatocysten (*sp. cyst.*) nach v. LA VALETTE ST. GEORGE.

Man sieht hieraus, dass so, wie sich im männlichen Geschlecht die VERSON'sche Zelle nicht ohne Weiteres mit den Cystenzellen vergleichen lässt, ganz das Gleiche auch im weiblichen Geschlecht bezüglich der Nährzellen der definitiven Eiröhre der Fall ist.

d. Die Basalzellen der Mollusken.

Bei den Mollusken kommt ausser jener bereits besprochenen Beihilfe zur Spermatogenese in Form eines Cytophors noch eine andere Art derselben vor, indem bei den Gastropoden einzelne der Wandzellen des Hodens bezw. der Zwitterdrüse sich bedeutend vergrössern; ihr umfangreicher Protoplasmakörper erfüllt sich mit Granulationen, der Kern nimmt eine unregelmässige Form an, und bei starker Färbbarkeit zeigt er den Character der Kerne secernirender Zellen (Fig. 285 u. 286 *bz*). Mit diesen sogen. Basalzellen PLATNER's treten nun die Samenzellen verschiedener Stadien in Verbindung, indem sie sich in grosser Zahl den hügelartig bis weit in das Lumen des Hodenschlauchs vorgewölbten Zellen anlagern, und

somit in ganz ähnlichen Beziehungen zu ihnen stehen wie die Spermatocyten zum Cytophor. Die Function dürfte jedenfalls die gleiche, nämlich ebenfalls eine ernährende sein. Aehnliche Verhältnisse scheinen sich auch bei anderen Mollusken zu finden, indem die Spermatiden mit wandständigen oder isolirten Zellen in Verbindung treten können und dadurch bündelförmig angeordnet erscheinen.

Wir fanden die Nährzelle der Gastropoden nicht mehr im Innern des Spermatozoenbündels, sondern an seiner Basis. Welches von diesem das ursprüngliche Verhalten ist und ob das eine aus dem andern hervorging, wird schwer zu entscheiden sein. Aehnliche Verhältnisse trifft man bei den Wirbelthieren an (Fig. 294—297 p. 492 ff.), nur dass sie bei ihnen auf eine abweichende Weise zu Stande gekommen sein dürften.

Bei den niederen Wirbelthieren umschliesst eine aus wenigen Zellen bestehende Hülle das Spermatozoenbündel, so dass eine sog. Spermatocyste zu Stande kommt. Indem eine dieser Zellen eine besondere Anziehungskraft auf die in Ausbildung begriffenen Spermatozoen übt und sie an sich fesselt, kommt ein ähnliches Bild zu Stande (Fig. 294 und 295

Fig. 285.

Fig. 286.

Fig. 285. Schnitt eines Acinus der Keimdrüse von Helix pomatia (nach Bolles Lee).

bz Basalzellen mit anhängenden Spermatogonien, Spermatocyten und Spermatiden, *ep* Epithel der Keimdrüse.

Fig. 286. Schnitt durch die Wand der Zwitterdrüse von Arion empiricorum (Original).

bz Basalzellen mit Spermatozoenbündeln, *ep* Epithelzellen, *sp* angeschnittene Spermatozoenbündel im Hohlraum der Keimdrüse.

p. 492), wie wir es soeben von den Gastropoden kennen lernten (Fig. 286). Die Uebereinstimmung erscheint dann noch grösser, wenn Spermatocysten nicht mehr vorhanden sind und die Spermatiden erst secundär wieder mit der Nährzelle in Berührung treten, wie dies bei den Amnioten der Fall ist (p. 494 Fig. 296 und 297).

e. Die Bildung von Spermotocysten.

Den Spermatocysten kommt eine grosse Verbreitung zu, wenn es richtig ist, dass man das (p. 469) bereits erwähnte Verhalten der Poriferen derartig aufzufassen hat; jedenfalls ähneln die von den Spongien beschriebenen Stadien der Spermatogenese den von den höheren Thieren bekannt gewordenen ganz ausserordentlich. Sehr verbreitet sind die Spermatocysten unter den Insecten, bei denen sie v. LA VALETTE ST. G., GILSON (1885), DE BRUYNE (1899) u. A. eingehend beschrieben haben. Aus einer sog. indifferenten Zellenmasse, welche das blinde Ende eines Hodenschlauchs erfüllt, differenziren sich zweierlei Zellen, die späteren Samen- und Cystenzellen, die dicht an einander liegend gefunden werden (Fig. 287 *A*) und nach der Annahme einiger Autoren durch Theilung aus einander entstanden sein sollen, während andere sie getrennt aus der den Hodenschlauch erfüllenden Zellmasse hervorgehen lassen. Es liegen also hier ganz dieselben Verhältnisse vor, wie wir sie in den Ovarien bezüglich der Entstehung der Ei- und Nährzellen, vielleicht sogar der Follikelzellen fanden, denn es ist schwer zu sagen, welchen von diesen beiden letzteren Elementen die Cystenzellen zu vergleichen sind.

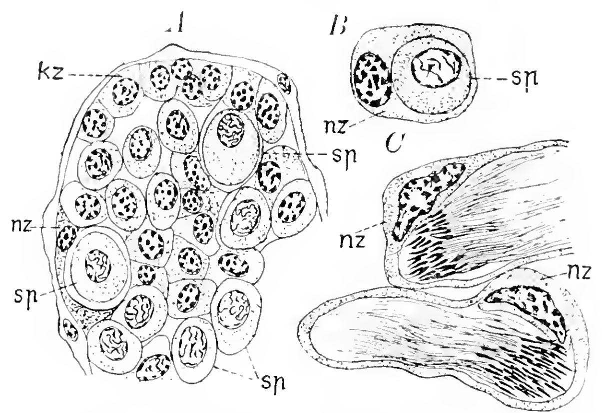


Fig. 287. *A* Blindes Ende eines Samenkanälchens im Längsschnitt, *B* junge Spermatocyste, *C* zwei ältere Spermatocysten von Hydrophilus piceus (nach DE BRUYNE). *kz* Keimzellen, *nz* Nährzellen, *sp* Spermatogonien.

Die Bildung der zelligen Hülle scheint zu recht verschiedener Zeit zu erfolgen, so dass die Spermatogonie als solche bereits von der Cystenzelle umwachsen werden kann (Fig. 287 *B*), oder dieser Vorgang vollzieht sich erst nach geschehener Theilung, wenn bereits eine Gruppe von Zellen vorhanden ist. Auch die Zahl der Cystenzellen ist eine schwankende, sie kann auf eine oder zwei beschränkt bleiben (Hydrophilus, Chrysomela u. A.) oder auch drei und mehr betragen (Nepa). Innerhalb der Cyste können die Samenzellen in Folge einer unvollständigen Theilung durch Protoplasmabrücken verbunden sein (Fig. 288 *A* u. *B*), wodurch ein ganz ähnliches Bild wie bei einem in der Ausbildung begriffenen Cytophor (Fig. 280 *A* p. 478) zu Stande kommt

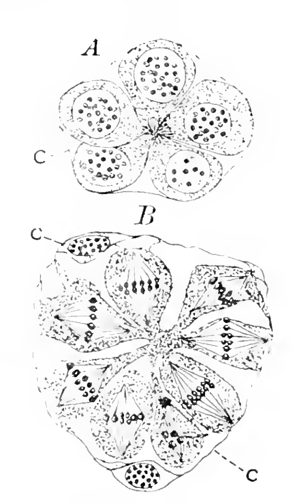


Fig. 288. Jüngere und ältere Spermatocyste von Pyrrhocoris apterus. *c* Cystenhaut mit Kernen (nach HENKING).

(Pyrrhocoris). Dieser Zustand scheint jedoch nur ein sehr vorübergehender zu sein und auch keine grössere Verbreitung zu besitzen.

In Folge zahlreicher Zelltheilungen zeigt sich die Cyste später von einer grossen Anzahl Spermatiden erfüllt (Fig. 287 *C*). Die Cystenzellen der Insecten zeigen das gleiche Verhalten, welches wir von einer Reihe anderer alimentärer Zellen des Hodens kennen lernten und bereits von denen der Spermatocysten bei den Wirbelthieren erwähnten, d. h. eine der Cystenzellen wird sammt ihrem Kern besonders umfangreich (Fig. 287 *C* u. 289 *A* u. *B*), wobei sie ganz den Character einer secernirenden Zelle annimmt (vgl. auch Fig. 286, 294 u. 295 p. 492).

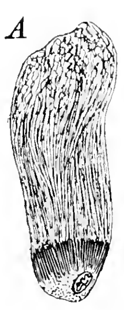




Fig. 289. Spermatocysten *A* von Geotrupes, *B* von Ornithobia cervi nach GILSON. Die Köpfe der Spermatozoen sind gegen den Kern der Cystenzelle gerichtet.

Auffällig ist es, dass die Kerne bezw. Köpfe der Spermatiden ganz in der schon wiederholt beschriebenen Weise gegen den grossen Kern der Cystenzelle und seinen hier umfangreicheren Protoplasmahof gerichtet sind, wodurch wieder die bekannten Spermatozoenbündel zur Ausbildung kommen (Fig. 289). Es unterliegt kaum einem Zweifel und findet auch bei den Autoren die entsprechende Auffassung, dass die so voluminös gewordene Cystenzelle Nährstoffe an die heranwachsenden Spermatiden abzugeben hat und demnach als Nährzelle anzusehen ist (GILSON, DE BRUYNE u. A.). Entweder noch innerhalb des Hodens, häufiger aber wohl erst im Vas deferens platzt die schützende Hülle, die Cystenhaut geht zu Grunde, und es mag sein, dass auch diese in Auflösung begriffenen protoplasmatischen Substanzen noch als Nährsubstanzen für die ihrer vollständigen Ausbildung entgegen gehenden Spermatozoen dienen.

Die verschiedenartigen Spermatozoenbündel, welche sich bei den Arthropoden (Insecten, Scorpionen) finden, sowie ihr Zustandekommen und späteres Verhalten erfahren durch GILSON eine recht eingehende Behandlung.

f. Schichtenweise Anordnung der Hilfszellen.

In das Gebiet der alimentären Spermatogenese ist auch die Einrichtung zu rechnen, bei welcher nicht ein oder mehrere Hilfszellen zu einzelnen Gruppen von Spermatozoen hinzutreten, sondern ganze Schichten von Zellen in der Umgebung der Keimzellen gebildet werden und, wie man glaubt, zur besseren Ernährung derselben dienen. Solche Zellschichten sind von Medusen (Cyanea) und Echinodermen (Cucumaria) beschrieben worden; in beiden Fällen liefern die Spermatocyten ohne Beihilfe eigentlicher Nährzellen die Spermatozoen, dagegen sollen für deren Ernährung die mehr oder weniger umfangreichen Zellenlagen sorgen, welche die Schicht der Keimzellen nach aussen umgeben. Man möchte diese

Vorrichtung, wenn es sich thatsächlich um eine ernährende Function dieser besonderen Zellschichten handelt, noch am ehesten mit den im Insecteneierstock in Masse angehäuften Nährzellen (p. 360 u. 361) oder mit einem im Ovarium enthaltenen Dotterstock vergleichen, wie er etwa bei den Plathelminthen und Rotatorien vorkommt (p. 362).

Nicht ganz unähnlich diesen schichtenweise angeordneten Nährzellen sind diejenigen, welche C. Tönniges (1901) von Lithobius beschreibt: hier findet sich im Hodenschlauch zwischen den Keimzellen eine Menge kleiner Zellen (Fig. 290), die mehr den Eindruck von Follikelzellen machen und die nach seiner Angabe aufgelöst, d. h. zur Ernährung der heranwachsenden Spermatogonien verbraucht werden. Uebrigens finden sich bei Lithobius nicht nur diese Nährzellen, sondern noch andere grössere, bei denen im Gegensatz zu jenen eine Zurückleitung auf Keimzellen nicht dem geringsten Zweifel unterliegt; sie entstehen durch Umwandlung von Spermatogonien, die schon ziemlich weit herangewachsen waren. Ganz entsprechende Verhältnisse liegen nach der Untersuchung von Tönniges im Ovarium desselben Thiers vor, in welchem ebenfalls kleinere (Follikel-?) und grössere (Keim-)Zellen als Nährzellen Verwendung finden (p. 347).

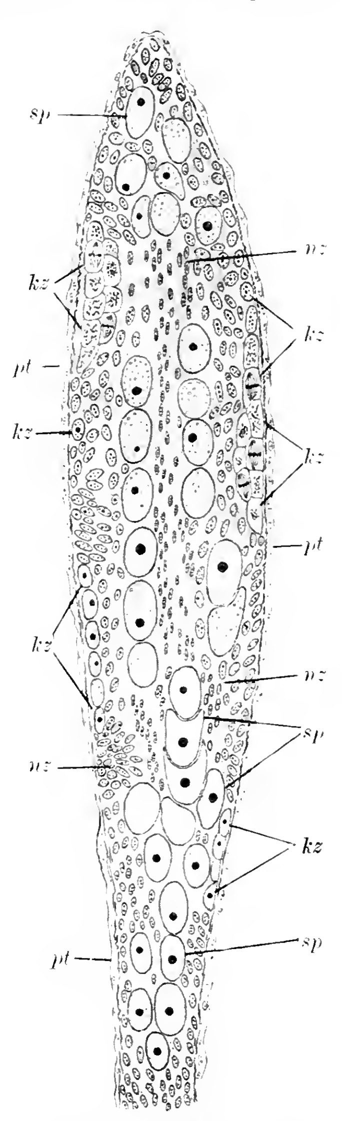


Fig. 290. Längsschnitt durch den Hoden eines jungen Lithobius forficatus (von 10 mm Länge) nach Untersuchungen von C. Tönniges.
kz Keimzellen, *nz* Nährzellen, *pt* Peritonealhülle, *sp* Spermatogonien.

g. Ursprung und Bedeutung der alimentären Zellen.

Die Frage nach dem Ursprung und der Bedeutung der alimentären Zellen im Hoden dürfte in ähnlicher Weise wie bei den entsprechenden zelligen Elementen des Ovariums zu beantworten sein. Ob alle diese Hilfszellen gleicher Natur sind, lässt sich bei dem heutigen Stand unserer Kenntnisse schwer entscheiden, doch muss es jedenfalls fraglich erscheinen. Als höchst wahrscheinlich ist es zu betrachten, dass bei der Entwicklung des Hodens entsprechend wie bei derjenigen des Ovariums ausser den Keimzellen noch andere zellige Elemente zur Verwendung kommen und diese möglicher Weise die alimentären Zellen liefern. Dass diese Erklärung jedoch für alle Fälle ausreicht, erscheint zweifelhaft, denn wie man sich in bestimmten Fällen genöthigt sieht, die Nährzellen der Ovarien als abortive

Oogonien und Oocyten anzusprechen (p. 348 ff. u. 353 ff.), so gilt dasselbe auch für die Nährzellen des Hodens.

Von vielen Autoren werden die Nährzellen (Cytophor-, Basal-. Cystenzellen u. s. w.) ohne Weiteres als umgewandelte Spermatogonien angesehen. In den öfters zu beobachtenden Fällen, in denen eine junge Nährzelle der Spermatogonie dicht anliegt, hat man die Entstehung beider durch Theilung einer Zelle angenommen. Ob damit das Richtige getroffen wird, muss mindestens sehr zweifelhaft erscheinen; aber in der Hinsicht kann kein Zweifel bestehen, dass vielfach mehr oder weniger ausgebildete Samenzellen innerhalb des Hodens zu Grunde gehen und, wie man glaubt, zur Ernährung der übrigen heranreifenden Spermatocyten und Spermatiden verwendet werden, in ganz ähnlicher Weise also, wie wir dies von zerfallenden Oogonien und Oocyten geschildert haben (p. 348 ff.). Solche zerfallende und eine Nährsubstanz liefernde Samenzellen sind aus dem Hoden verschiedener Würmer (Nematoden, Acanthocephalen), Anneliden, Crustaceen, Myriopoden, Insecten und Mollusken beschrieben worden (O. Hertwig 1890, J. Kaiser 1892, Jensen 1883, A. Schneider 1880, W. Müller 1889, Tönniges 1901, Wilcox 1895 u. A.).

Besonders schwierig ist die Frage zu beantworten, welche Bedeutung die alimentären Zellen für die mit ihnen in Berührung stehenden oder von ihnen umkleideten Samenzellen haben, welchen Nutzen sie für diese besitzen. Man spricht von einer besseren Ernährung derselben, und thatsächlich kann man sich diesem Eindruck nicht entziehen, wenn man sieht, wie die Köpfe der heranwachsenden Spermatiden alle auf den Kern der, alle Eigenthümlichkeiten einer secernirenden Zelle besitzenden „Nährzelle“ zu gerichtet sind (Fig. 286, 289 u. 294—297). Dieser Eindruck wird noch dadurch verstärkt, dass sich die Zellen in das Cytoplasma der Nährzellen einsenken oder protoplasmatische Verbindungen zwischen beiden bestehen (Fig. 286 u. 289 p. 482 u. Fig. 295 p. 492). Der gegen die eintauchenden Spermatidenkerne hin gerichtete Cytoplasmafortsatz der Nährzelle kann zudem eine streifige Structur zeigen, wie sie öfters am Protoplasma von Zellen beobachtet wird, welchen eine leitende Function zukommt (Fig. 296 u. 297). Im vorliegenden Fall würde also an eine Zuleitung von Nährsubstanzen für die mit der Zelle in Verbindung stehenden Spermatiden zu denken sein.

Man fragt sich, weshalb die mit Cytoplasma zunächst reichlich versehenen Entwicklungsstadien der Samenzellen nicht befähigt sein sollen, aus eigener Kraft ihre Ausbildung zu Ende zu führen. Möglicher Weise ist eine der Ursachen in der frühzeitigen Loslösung von ihrem Mutterboden und der dadurch unterbrochenen Verbindung mit den übrigen Geweben zu suchen. Eine andere Ursache hat man darin finden wollen, dass der Kern der Spermatiden bereits eine sehr frühzeitige Specialisirung erfährt, die sich in der starken Condensation des Chromatins zu erkennen gibt und die es ihm wie der gesammten Zelle unmöglich macht, der nutritiven und aufbauenden Thätigkeit in genügender Weise nachzukommen, so dass die Hilfeleistung durch andere Zellen nöthig wird (von Ebner 1888, Peter 1899). Auffallend ist hierbei, dass die Verbindung der Spermatocyten mit den Nährzellen unter Umständen ausserordentlich früh eintreten kann (Fig. 283, 284, 285, 287), zu einer Zeit, in der man eine derartige Specialisirung noch nicht voraussetzen sollte. Weiterhin muss es auffallen, dass manche dieser von „Nährzellen“ ab-

hängigen Spermatiden eine beträchtliche Menge protoplasmatischer Substanz ungenutzt abgeben, indem sie noch in späteren Stadien mit einem recht umfangreichen Cytoplasmakörper versehen sind, der dann zum grossen Theil einfach von ihnen abgeworfen wird und zu Grunde geht (Fig. 307 und 308 p. 511).

B. Die Spermatogenese bei den Wirbelthieren.

Am eingehendsten bearbeitet ist die Spermatogenese bei den Wirbelthieren, da sie hier im Hinblick auf die Verhältnisse beim Menschen und bei den Säugethieren begreiflicher Weise zunächst von Interesse erschien. Um ein möglichst vollständiges Bild der Spermatogenese im Zusammenhang geben zu können, empfiehlt es sich daher, dieselbe für sich bei den Wirbelthieren zu behandeln und mit den frühesten Stadien zu beginnen. Zu diesem Zweck möchten wir in Anlehnung an die bei der Eibildung gegebene Darstellung und zur Vervollständigung derselben zunächst einen Blick auf die Entwicklung der männlichen Keimdrüsen werfen und im Anschluss daran die Differenzirung und weitere Ausbildung der Samenzellen betrachten.

1. Entwicklung der Hoden.

Bei Behandlung der Eibildung der Wirbelthiere (p. 324 ff.) wurde bereits darauf hingewiesen, dass die erste Anlage der Keimdrüsen in beiden Geschlechtern ganz gleichartig ist, und dass diese Uebereinstimmung noch einige Zeit, bei den einzelnen Thierarten verschieden lange, erhalten bleibt. Bezüglich der Entstehung der Hoden kann also auf jene frühere Darstellung verwiesen werden. Der Uebergang dieses indifferenten Stadiums in die definitive Keimdrüse vollzieht sich im männlichen Geschlecht minder einfach als beim Weibchen, indem die bei manchen Wirbelthieren (Amphibien) im ausgebildeten Zustand noch vorhandene Verbindung zwischen Keimdrüsen und Derivaten der Urniere bei der Ausbildung der Hoden in ganz besonders starkem Maasse hervortritt. Diese Verbindung unterbleibt wie im weiblichen so auch im männlichen Geschlecht bei Amphioxus und den Teleostiern, bei welchem ersteren die Ausbildung der Hoden in einer mit der des Ovariums recht übereinstimmenden Weise verläuft (Legros). Die reifen Spermatozoen gelangen bei Amphioxus von der dicken gefalteten Wand in den Hohlraum des Hodens.

Die Hoden der Wirbelthiere unterscheiden sich von den Ovarien dadurch, dass die Keimepithelien in die Wandung feiner Canälchen (Samenampullen und Samencanälchen) verlegt werden, die den wichtigsten Bestandtheil der männlichen Keimdrüse ausmachen und aus denen die in ihnen entstandenen Geschlechtsproducte durch Vermittlung weiterer Canäle direct in die Ausführungsgänge übergeleitet werden.

Im Hoden der Teleostier, und zwar bei dem sog. Cyprinoidentypus derselben, wie er ausser bei den Cyprinoiden auch bei den Salmoniden, Clupeaceen, bei Esox und Gadus statthat, liegen in so fern noch recht einfache Verhältnisse vor, als die in entsprechender Weise, wie wir dies früher für die Ovarialanlage schilderten, vom äusseren Epithel der Hodenanlage in die Tiefe ver-

senkten Gruppen von Keimzellen kleine Acini bilden, um welche die umgebenden Parthien des Stromas, indem sie sich verdichten, eine bindegewebige Hülle und damit die trennenden Scheidewände liefern. Die grossen Keimzellen theilen sich wiederholt und lassen dadurch die Spermatogonien entstehen (Fig. 291 *A*); die umgebenden kleineren Zellen sind jedenfalls auf die peritonealen Zellen des Keimepithels zurückzuführen. Bisher waren die Acini solid: indem jetzt die zelligen Elemente auseinander weichen, werden sie hohl (Fig. 291 *B*); sie strecken sich etwas in die Länge, doch sind die einzelnen Acini noch ohne Verbindung, die erst mit der Samenerzeugung eintritt, und indem die Hohlräume nunmehr nach allen Richtungen hin anastomosiren, erhält der Hoden einen spongiösen Bau. Bei anderen Knochenfischen nimmt der Hoden dadurch eine weit regelmässigere, gegenüber dem vorigen, acinösen Typus als tubulös zu bezeichnende Bauart an, dass die Keimzellen mit dem sie umgebenden Epithel sich in Strängen anordnen, die radiär gestellt sind; durch Aushöhlung dieser Zellstränge, die sich unter einander und dann mit dem Ausführungsgang in Verbindung setzen, kommt es zur Bildung der Samencanälchen (JUNGERSEN 1889, HOFFMANN 1886, BROCK 1878)[1].

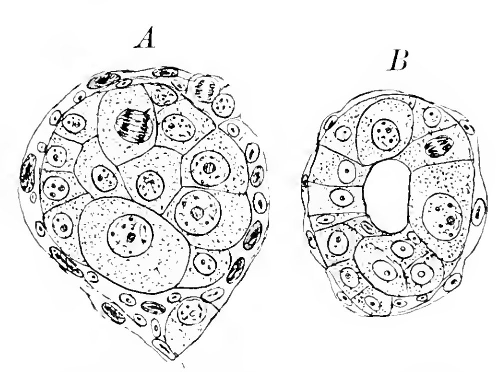


Fig. 291. Keimzellgruppen mit umgebenden Epithel im soliden und ausgehöhlten Zustande aus dem jungen Hoden von Salmo salar (nach C. K. HOFFMANN).

Im Gegensatz zu den Knochenfischen verändert sich bei den übrigen Wirbelthieren das Bild durch die Antheilnahme der von der Urniere ausgehenden Segmental- oder Sexualstränge am Aufbau der Hoden. Besonders klar liegen die Verhältnisse bei den Selachiern und sie sollen daher in Anknüpfung an die der Teleostier dargestellt werden (SEMPER 1875, HOFFMANN 1886). Ganz ähnlich wie in den jungen Ovarien (Fig. 186 u. 187 p. 329) findet auch bei der Hodenanlage eine gruppenweise Einwanderung der Zellen des Keimepithels in das Stroma der Geschlechtsdrüse statt, so dass dadurch Zellstränge, ähnlich den PFLÜGER'schen Schläuchen zur Ausbildung gelangen (Fig. 292 *A*). Durch Zelltheilungen und dadurch bedingtes vermehrtes Wachsthum verbreiten sich die unregelmässig gestalteten (von SEMPER als Vorkeimketten bezeichneten) Schläuche weiter (Fig. 292 *B*). Ganz ähnlich den PFLÜGER'schen Schläuchen in den Ovarien der höheren Wirbelthiere (p. 341, Fig. 197) zerfallen sie später in einzelne Zellterritorien, und zwar so, wie dort durch Hineinwuchern des umgebenden bindegewebigen Stromas. Auf diese Weise entstehen schliesslich kleine runde Zellgruppen von follikelähnlichem Bau, SEMPER's Primitivampullen (Fig. 292 *C*); sie setzen sich wie bei den Knochenfischen aus grösseren Keim- und kleineren

[1]) Die auf die Hodenentwicklung der Wirbelthiere bezügliche Litteratur ist am Schluss des Capitels über Ei und Eibildung citirt.

Epithelzellen zusammen: erstere, welche sich wiederholt theilen und mit der bald erfolgenden Aushöhlung des Follikels in ihm eine radiäre Anordnung gewinnen, haben die Spermatogonien zu liefern, während die anderen jene zelligen Elemente des Hodens darstellen, welche man sehr verschiedenartig als Follikel-, Cysten-, Stütz, Nährzellen u. s. w. bezeichnet hat. Wir werden auf beide Zellenelemente weiter unten noch ausführlich zurückkommen.

Bezüglich der Zurückführung der Keimzellen auf das Keimepithel ist auch betreffs der männlichen Keimdrüsen dasselbe zu bemerken wie bei der Bildung der Eier (p. 329 u. 330), nämlich dass die Frage der Herleitung vom Keimepithel oder aber einer weit ursprünglicheren Differenzirung der Keimzellen in sehr frühen Stadien der Embryonalentwicklung offen gelassen werden muss, bis noch weitere speciell auf die Entscheidung dieses Punktes gerichtete Untersuchungen angestellt worden sind.

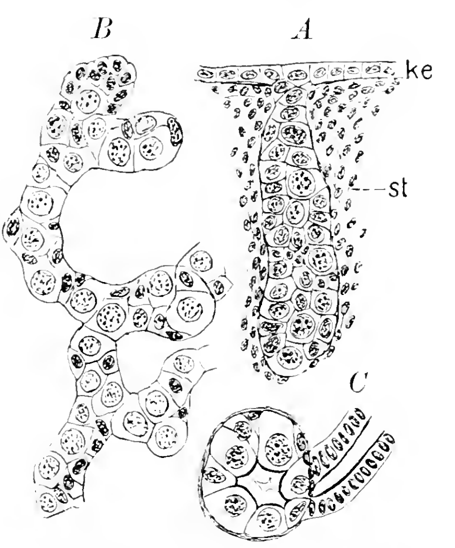


Fig. 292. *A* Squatina vulgaris, Einwucherung des Keimepithels in das Stroma beim jungen Männchen, *B* vom Keimepithel stammende Zellstränge (Vorkeimketten) aus dem Hoden eines jungen Acanthias vulgaris, *C* Primitivampulle mit Samencanälchen aus der Hodenanlage von Acanthias vulgaris (nach Semper).
ke Keimepithel, *st* bindegewebiges Stroma.

Zu den bisher besprochenen der Genitalfalte angehörigen Elementen (Keimepithel und Stroma) sollen schon vorher als Derivate der Urniere die Segmentalstränge hinzutreten, welche von den Segmentaltrichtern ausgehen und sich an der Basis der Genitalfalte zu dem sog. Centralcanal des Hodens vereinigen sollen, von welchem aus dann feine Canälchen in Form eines Netzes (Rete vasculosum) in den Hoden hinein bis zu den aus dem Keimepithel hervorgegangenen Bildungen verlaufen. Mit diesen, d. h. mit den vorerwähnten Samenampullen treten die Enden der Hodencanälchen dann in Verbindung (Fig. 292 *C*), doch sind sie zunächst noch blind geschlossen, wie auch die Ampullen selbst. Mit der durch die Erzeugung der Spermatozoen bedingten fortschreitenden Theilung der Zellen erfolgt die weitere Ausbildung der Ampulle und der Durchbruch ihrer Wandung in das Hodencanälchen, wodurch der Uebertritt der Samenzellen in letzteres ermöglicht wird. Man sieht also, dass nach dieser Auffassung der Selachierhoden sich aus Theilen der ursprünglichen Keimdrüsenanlage, sowie Derivaten der Urniere zusammensetzt, und zwar so, dass die samenbereitenden Parthien aus den Keimepithelien hervorgehen, während die ableitenden Canäle von den Segmentalsträngen geliefert werden.

Von den übrigen Wirbelthieren scheinen sich die Amphibien noch am nächsten den Selachiern anzuschliessen (C. K. Hoffmann 1886, Semon 1891). Vom Keimepithel stammende, follikelartig angeordnete

Zellgruppen liefern die Hodenampullen, mit welchen sich die feinen Aeste eines die Hoden durchziehenden Sammelgangs in Verbindung setzen; er und seine Verzweigungen sollen von den der Urniere entsprossenden Segmentalsträngen herstammen. Die Verbindung der Keimdrüse mit den Derivaten der Urniere soll hier eine dauernde bleiben, wie aus älteren und neueren Untersuchungen hervorgeht (FRANKL 1898).

Aehnlich wie die Beobachtungen über die Entwicklung der männlichen Keimdrüsen bei den Amphibien dürften diejenigen von M. BRAUN an den Reptilien aufzufassen sein, doch kommt bei ihnen wie auch bei den übrigen Abtheilungen der Wirbelthiere die Schwierigkeit hinzu, dass der Zusammenhang, oder besser gesagt, die Abgrenzung zwischen den keimbereitenden, von den Keimepithelien herrührenden und den mehr leitenden, der Urniere entstammenden Parthien nicht so klar liegt wie bei den Amphibien und besonders bei den Selachiern. Zwischen den Segmentalsträngen, welche in die Hodenanlage einwucherten und sie in Form solider Zellstränge durchziehen, soll eine Verbindung mit den von ihnen erreichten Keimzellen dadurch eintreten, dass diese sich in die Zellstränge einsenken, in sie „einwandern". Wenn sich dann die Zellenstränge aushöhlen und die Keimdrüse nunmehr von diesen gewundenen Hodencanälchen erfüllt ist, lassen sich zwischen deren unterdessen regelmässig angeordneten Zellen durch den bedeutenderen Umfang die Keimzellen noch als solche erkennen; aus ihnen gehen später die Spermatogonien hervor (BRAUN 1878, HOFFMANN 1889). Wenn sich dies thatsächlich so verhält, so würde also hier der genetische Unterschied zwischen den samenbereitenden Elementen nicht mehr durch ihre Lagenbeziehung zu einander deutlich zum Ausdruck kommen, doch ist festzustellen, dass dieser Unterschied thatsächlich vorhanden ist und in der Abstammung der Spermatogonien vom Keimepithel, der Canäle hingegen von den Segmentalsträngen besteht.

Auch für die Vögel liegen Beobachtungen vor, welche die betr. Vorgänge in weitgehender Uebereinstimmung mit den für die Reptilien geschilderten darstellen, d. h. die Keimzellen in die von den Segmentalsträngen gelieferten Samencanälchen einwandern lassen (SEMON 1887, C. K. HOFFMANN 1892), doch muss hier ganz besonders hervorgehoben werden, dass gerade auch für die Vögel eine Antheilnahme von Derivaten der Urniere am Aufbau der Hoden wie überhaupt der Keimdrüsen direct in Abrede gestellt worden ist, und die gesammten Hodencanälchen von strangartigen Wucherungen des Keimepithels hergeleitet wurden (v. MIHALCOVICS 1885, JANOSIK 1891). Diese letztere Auffassung scheint nun auch für die Säugethiere zu überwiegen, indem man entgegen der älteren Annahme wieder eine Betheiligung der Urniere an der Bildung der Hodencanälchen in Abrede stellt und diese auf das Keimepithel zurückführt (v. MIHALCOVICS 1885, NAGEL 1889 u. A.), welche Anschauung neuerdings auch in der eingehenden Untersuchung von COERT (1898) über die Entwicklung der Keimdrüsen beim Kaninchen und der Katze eine sehr entschiedene Vertretung findet.

Man sieht, dass in der Deutung der Befunde, besonders im Hinblick auf die Entstehung der samenbereitenden Elemente und der übrigen Epithelien der Hodenkanälchen noch ganz ähnliche Widersprüche bestehen, wie sie weiter oben (p. 326, 335, 339 u. 341) für die Entwicklung der Oocyten und Follikelepithelien hervorgehoben wurden. Wie diese auf das Keimepithel zurück-

geführt wurden, liegt es nahe, dies auch ganz allgemein für die Spermatogonien und die sie umgebenden Stützzellen zu thun, welche Auffassung sich ja auch für die niederen Wirbelthiere als die richtige erweist, in so weit es sich nicht um eine wirklich erkennbare Herleitung von sehr früh auftretenden und von den somatischen Zellen unterschiedenen Keimzellen handelt. Auf die Controversen in der Auffassung dieser zumal bei den höheren Wirbelthieren nicht genügend geklärten Verhältnisse weiter einzugehen, ist nicht unsere Absicht, sondern wir verweisen auf die (im IV. Capitel, Ei- und Eibildung) citirte Litteratur und speciell auf BORN's zusammenfassende Darstellung (1894).

2. Differenzirung der Samen- und Hilfszellen.

In den Samencanälchen der Hodenanlage lernten wir bereits zweierlei Zellenelemente, die grösseren Keimzellen und die zwischen ihnen eingelagerten Epithelzellen kennen. Man findet dieselben auch später wieder, zumal in den Hodencanälchen der niederen Wirbelthiere (Teleostier, Selachier, Amphibien). Verhältnissmässig grosse, deutlich begrenzte Zellen mit grossem runden Kern werden von kleineren, länglichen chromatinreicheren Kernen bezw. Zellen umlagert (Fig. 293 *A*); man hat Spermatogonien vor sich, die von einer Art Follikelepithel umgeben sind. Sie beginnen sich alsbald zu theilen, so dass zunächst zwei, später mehrere und sogar viele in Ruhe oder in Theilung befindlicher Zellen zu einem grossen Complex zusammengelagert sind (Fig. 293 *B—E*). Die zellige Umhüllung ist erhalten geblieben, und wir haben somit das Stadium der Spermatocyste vor uns. In ihr erfolgt eine weitere Theilung der Zellen, sowie deren Streckung und die Umwandlung zu den Spermatozoen (Fig. 294 *A*). Die Zahl der in einer solchen Spermatocyste enthaltenen Zellen kann eine recht bedeutende sein.

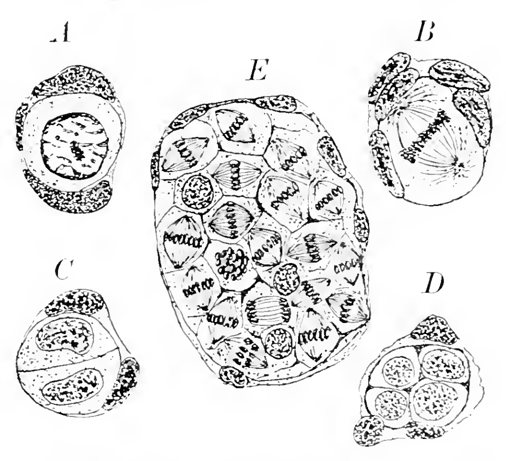


Fig. 293. *A—E* Spermatogonien und Spermatocyten mit umgebenden „Follikel" oder „Cysten-("Nähr-")zellen von Tinca vulgaris (*A*), Scyllium catulus (*B*) und Bombinator igneus (*C—E*) nach PETER, SWAEN u. MASQUELIN, V. LA VALETTE ST. GEORGE.

Die hier für die Wirbelthiere beschriebenen Spermatocysten zeigen in ihrer Entstehung und weiteren Ausbildung eine grosse Uebereinstimmung mit denen, welche wir bereits von den Insecten kennen lernten (Fig. 287—289 p. 483). Dass die umhüllenden Zellen jedenfalls auch hier zur Ernährung der von ihnen eingeschlossenen Spermatiden dienen, tritt besonders dann recht deutlich hervor, wenn die letzteren ihre unregelmässige Lagerung aufgeben und sich parallel neben einander anordnen, um mit den Köpfen in das Cytoplasma einer

Nährzelle der Wandung einzutauchen (Fig. 294 *B*), wie dies z. B. von Amphibien und Selachiern beschrieben worden ist.

Es muss als eine ganz auffällige Erscheinung bezeichnet werden, wie die nunmehr stark in die Länge gestreckten und zu den Köpfen der Spermatozoen gewordenen Kerne der Samenzellen direct gegen den grossen Kern der betreffenden, sehr protoplasmareich gewordenen Cystenzelle gerichtet sind (Fig. 295, *A—C*). Dadurch kommen ganz ähnliche Bilder zu Stande, wie wir sie in etwas anderer Beziehung bereits von den Gastropoden kennen lernten (Fig. 286, p. 482) oder wie sie in einer noch mehr übereinstimmenden Weise bei den Spermatocysten der Insecten gefunden werden (Fig. 287 und 289, p. 483). Ueber die Bedeutung dieser Erscheinung und die Art des Vorgangs ist weiter oben schon gesprochen worden.

Bei der geschilderten Bildungsweise der Spermatozoen zeigt es sich recht deutlich, wie die aus einer Spermatogonie hervorgegangenen Descendenten ihren Zusammenhang noch recht lange bewahren, ja es kann dies auch dann noch der Fall sein, wenn die umhüllende Membran der Spermatocyste gerissen ist und die Samenfäden in das Lumen des Hodencanälchens gelangt sind, indem man sie auch hier noch zu Bündeln vereinigt vorfindet (v. la Valette St. George,

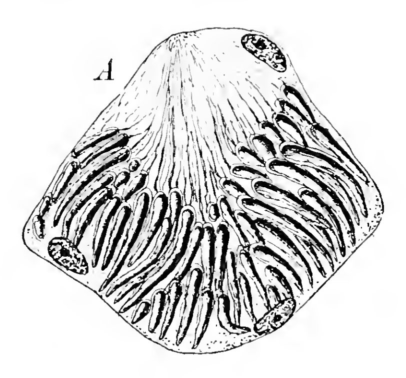
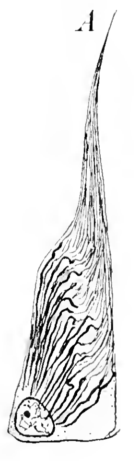




Fig. 294.





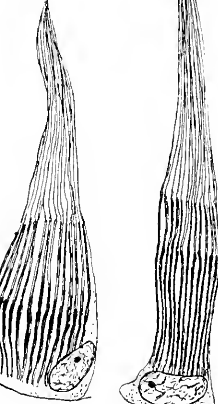


Fig. 295.

Fig. 294. *A* und *B* Spermatocysten des Salamanders in verschiedenen Ausbildungsstadien. Das Spermatidenbündel ist von den Follikel- oder Cysten(Nähr-)zellen umgeben (nach Swaen u. Masquelin).

Fig. 295. *A—C* Spermatidenbündel von Scyllium canicula (*A*) und Sc. catulus (*B* u. *C*), am Grunde die Nährzelle mit ihrem Kern, gegen welchen die Köpfe der Spermatozoen gerichtet sind (nach Swaen u. Masquelin).

Swaën und Masquelin 1883, Benda 1887, Moore 1896, v. Lenhossék 1898, Meves 1898, Peter 1899 u. A.).

Die Bildung der Spermatocysten unterbleibt bei den Amnioten. Indem sich also die durch Theilung aus einander entstandenen Zellen nicht zu bestimmten Complexen zusammenlagern, sondern sich an der Wand der Hodencanälchen schichtenweise anhäufen, wird das Bild der Spermatogenese entschieden ein complicirteres, und die Menge verschiedenartiger Stadien, welche sich auf Schnitten durch die Hodencanälchen darbieten, wirkt geradezu verwirrend. So hat es auch langer Jahre und immer wiederholter Untersuchungen bedurft, bis man sich das Bild von der Spermatogenese machen konnte, welches wir versuchen wollen, von einem Säugethier, und zwar zunächst von der sehr genau untersuchten Ratte vorzuführen. Wir halten uns dabei hauptsächlich an die Darstellungen von Brown, v. la Valette St. George, Benda (1887), v. Ebner (1888) und v. Lenhossék (1898), müssen aber ausdrücklich hervorheben, dass hierbei noch eine ganze Reihe anderer Forscher in Betracht kommt, bezüglich deren wir jedoch nur auf die soeben citirten Autoren verweisen können.

In den Samencanälchen der Säugethiere findet sich nach innen von der bekleidenden bindegewebigen Membran eine Schicht kleinerer Zellen mit runden chromatinreichen Kernen, zwischen denen in bestimmten Zwischenräumen grössere, mit hellem Kern versehene Zellen auftreten (Fig. 296 *A*). Die ersteren sind Spermatogonien, die letzteren die sogen. Sertoli'schen oder Fusszellen, welche wir schon früher als Nährzellen angesprochen haben. Sie zeichnen sich ausser durch ihre Grösse vor den Spermatogonien dadurch aus, dass sowohl der Kern wie die Zelle eine dreieckige Form annimmt, indem sich die Zelle zipfelförmig gegen das Lumen des Canälchens auszieht (Fig. 296 *B*). Durch diesen Fortsatz treten die Nährzellen später in enge Beziehung zu den in Ausbildung begriffenen Samenzellen.

Ueber den Spermatogonien, d. h. gegen das Lumen hin liegt eine oder mehrere Schichten grösserer Zellen, deren Kerne sich regelmässig in irgend einem Stadium mitotischer Theilung befinden (Fig. 296—298). Sie sind durch Theilung der Spermatogonien entstanden, welche letzteren man daher ebenfalls, wenn auch seltener in Mitose, besonders im Knäuelstadium des Kerns antrifft (Fig. 298). Jene zweite Art von Samenzellen sind die Spermatocyten, aus denen durch wiederholte, hier nicht weiter zu verfolgende Theilungen die zunächst etwas kleineren, in mehrfacher Lage dicht an einander gedrängten Spermatiden entstehen (Fig. 296—298). Diese sind es, welche sich nunmehr direct zu den Spermatosomen oder Spermatozoen, d. h. zu den ausgebildeten Samenzellen umformen. Hiermit sind dann noch auffallende Lageveränderungen der Zellen verbunden, die dem Querschnitt des Samencanälchens sein characteristisches Aussehen verleihen.

Die Umwandlung der Spermatiden besteht, um es hier nur kurz anzudeuten, zunächst in einer Verlagerung des Cytoplasmas gegen das Lumen des Canälchens hin, während der jetzt mehr eiförmig gewordene Kern sich gegen dessen Wandung hindrängt (Fig. 296 *B*). Gleichzeitig und besonders mit der rasch fortschreitenden Längsstreckung der Zellen beginnen sich dieselben regelmässiger anzuordnen, und zwar so, dass sie sich mit dem Kern dem vorerwähnten, nunmehr stark verlängerten Fortsatz der Basalzelle zu nähern suchen

(Fig. 296 B). Dies ist dann leichter möglich, wenn der Fortsatz der Basalzelle noch länger und umfangreicher geworden ist, die Spermatiden aber durch weitere Streckung ihres Kerns und Cytoplasmas der endgiltigen Form immer näher gekommen sind (Fig. 297 u. 298). Dabei dringen die vorher bereits näher gegen das Lumen hin gelagerten Spermatozoen wieder mehr nach aussen, d. h. gegen die Wand des Samencanälchens vor. Durch diesen Vorgang der bündelweisen Vereinigung der Spermatozoen mit den Nährzellen werden die eigenartigen, für die Spermatogenese der höheren Wirbelthiere so characteristischen Zellensäulen gebildet (Fig. 297 u. 298).

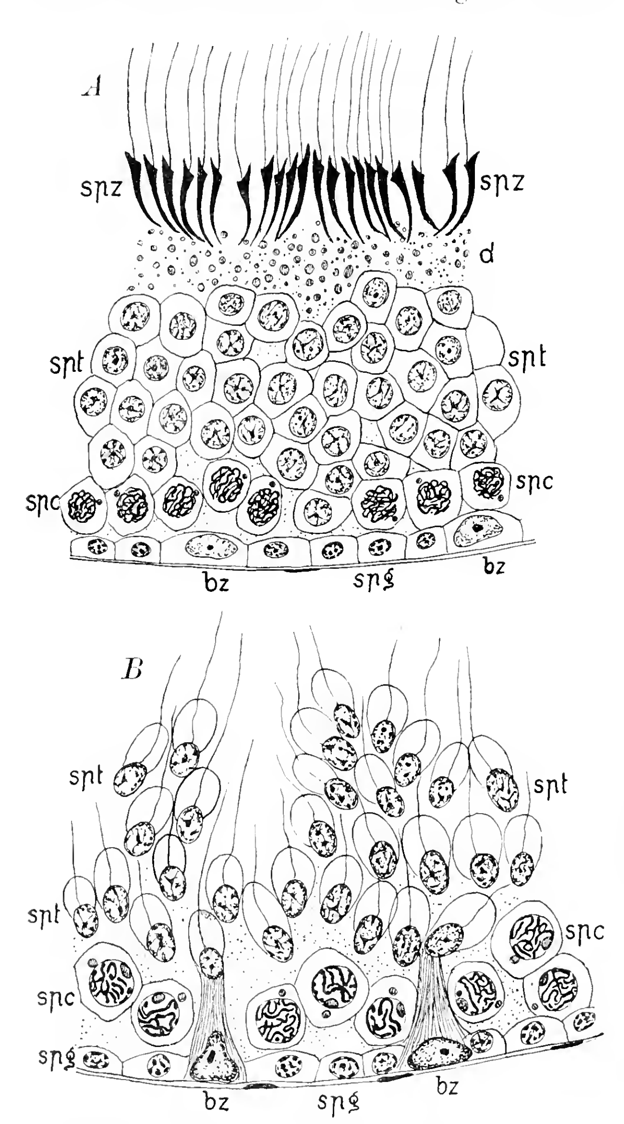


Fig. 296. Zwei Stadien aus der Spermatogenese der Ratte (nach v. Lenhossek).
d Detritusschicht, *bz* Basalzellen, *spg* Spermatogonien, *spc* Spermatocyten, *spt* Spermatiden, *spz* Spermatozoen.

Wie es schon oben für die niederen Wirbelthiere und vorher für die wirbellosen Thiere beschrieben wurde, tauchen auch hier die Köpfe der Spermatozoen in das Protoplasma der Nährzelle ein, welchen Vorgang man, wie gesagt, jetzt als einen ernährenden anzusehen geneigt ist (v. Lenhossek 1898, Peter 1899, Grobben 1899 u. A.). Mit dieser Auffassung würde übereinstimmen, dass die Nährzellen eine fibrilläre Structur in ganz besonders deutlicher Ausbildung zeigen (Fig. 296—298), und dass man einen solchen Bau des Protoplasmas vor Allem bei solchen Zellen findet, welche eine leitende Function haben. Die Vermuthung, dass durch die Sertoli'schen

Zellen eine Leitung von Nährsubstanzen zu den in Ausbildung begriffenen Spermatozoenköpfen hin bewirkt wird, fände in diesem Verhalten eine Bestätigung.

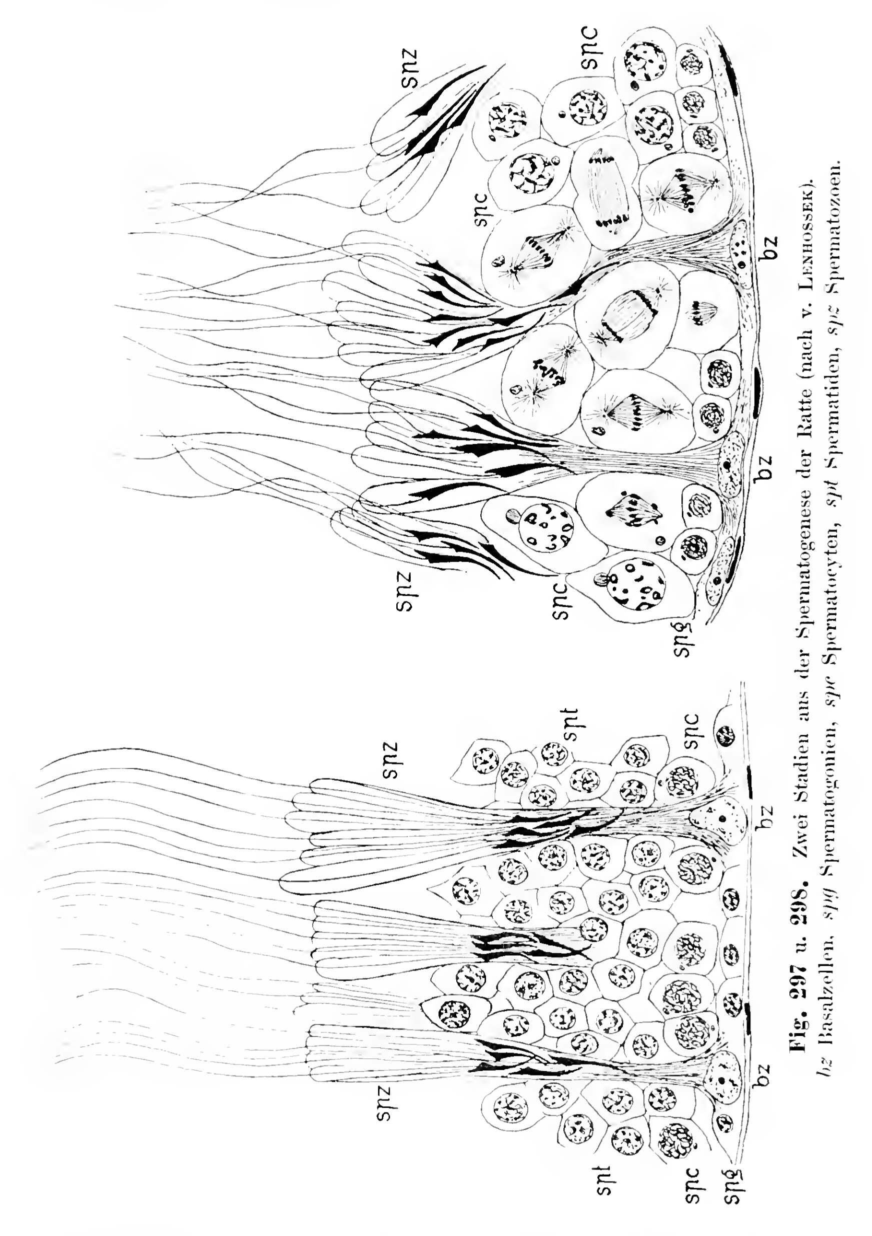


Fig. 297 u. 298. Zwei Stadien aus der Spermatogenese der Ratte (nach v. LENHOSSEK). *bz* Basalzellen, *spg* Spermatogonien, *spc* Spermatocyten, *spt* Spermatiden, *spz* Spermatozoen.

Die vielfach mit einem nicht sehr glücklichen Namen als „Conjugation“ bezeichnete zeitweise Vereinigung der Spermatiden und Nährzellen hat Anlass zu sehr verschiedenartigen Deutungen und Vermuthungen gegeben. Um nur die geläufigsten zu berühren, hielt man sie, abgesehen

von ihrer schon besprochenen Beziehung zur Ernährung der Samenzellen, zeitweise für das weibliche Element im Hoden (Minot, Prenant 1892 u. A.), oder schrieb ihnen auch mechanische Function für die Festigung der heranwachsenden oder die Ausstossung der gereiften Samenfäden zu. Eingehender behandelt finden sich diese Fragen in den Arbeiten von Gilson, v. Ebner, Prenant, Peter und Benda.

Durch die Verbindung der Spermatozoenköpfe mit dem Fortsatz der Nährzelle kommt auch hier wieder eine bündel- oder büschelförmige Anordnung der Spermatozoen zu Stande, wie wir sie bereits wiederholt zu erwähnen hatten. Die Anordnung der auf die geschilderte Weise entstandenen Säulen oder besser Pyramiden von Samenfäden in ziemlich regelmässigen Abständen bewirkt das erwähnte eigenartige Bild der Zellvertheilung im Hodencanälchen der Säugethiere während bestimmter Stadien der Spermatogenese (Fig. 296—298). Mit erlangter Reife der Spermatozoen lösen sich dieselben aus der Verbindung mit den Nährzellen und stellen sich ziemlich regelmässig parallel, wieder mit den Schwänzen gegen das Canallumen gerichtet, auf (Fig. 296 *A*). Unter ihnen befindet sich dann eine Lage zerfallender Substanzen, welche zum Theil von den nicht zur Verwendung gelangten Cytoplasmaresten der Spermatiden, zum Theil vielleicht auch von den ebenfalls nicht verbrauchten Fortsätzen der Nährzellen herrühren, soweit dieselben nicht von den Zellen eingezogen werden. Die Nährzellen haben nämlich mit der Reife der Spermatozoen und deren Ablösung ihre frühere einfache Form wieder angenommen, ihre umfangreichen Fortsätze sind geschwunden (Fig. 296 *A*), vorausgesetzt, dass nicht die alten Basalzellen überhaupt zu Grunde gingen. und neue Zellen an ihre Stelle traten (von la Valette St. George). Es ist nicht unwahrscheinlich, dass jene protoplasmatische Substanzen den Nährzellen zugeführt und auf diese Weise mittelbar wieder mit zum Aufbau neuer Spermatozoen verwendet werden (v. Ebner).

Wie schon erwähnt, wiederholen sich die Bilder auf Querschnitten der Samencanälchen in ziemlich regelmässigen Abständen (Fig. 296 bis 298). Während an der einen Stelle ein Spermatozoenbündel in Auflösung begriffen ist, sieht man unweit davon neue Pyramiden sich aufbauen und zu einer gewissen Ausbildung gelangen. Es ist also fortwährend eine Anzahl solcher Gruppen von Samenzellen in den verschiedensten Stadien der Ausbildung vorhanden, und fortwährend findet ein Ersatz der ausgereiften Spermatozoen in reichem Maasse statt.

Den in den Hauptzügen geschilderten Vorgängen der Spermatogenese im Säugethierhoden scheinen diejenigen bei den Vögeln und Reptilien sehr ähnlich zu sein. Auch bei ihnen finden sich die entsprechenden Zellenelemente und, indem die späteren Stadien der Spermatiden mit den Nährzellen in Verbindung treten, kommt es ebenfalls zu der büschelförmigen Anordnung der heranreifenden Spermatozoen (Etzold 1891, Benda 1892, Tellyesniczky 1897). Auf die in dieser Anordnung der Zellen liegende Differenz im Bau des Hodens bezw. der Spermatogenese zwischen Amnioten und Anamnia wurde bereits oben (p. 493) hingewiesen.

Ohne auf die (im Vergleich zur Eireifung) als Samenreifung bezeichneten Erscheinungen, die einer späteren Behandlung (im Cap. VI) vorbehalten bleiben, einzugehen, verfolgen wir die weitere Um- und Ausbildung der Spermatiden, nachdem wir ihre Entstehung kennen lernten.

3. Die Ausbildung der Spermatozoen.

Aus den spermatogenetischen Studien von LA VALETTE ST. GEORGE, BÜTSCHLI, V. BRUNN, MERKEL, FLEMMING u. A. ergab sich der Satz von weitreichender Giltigkeit, dass aus dem Kern der Samenzelle der Kopf des Spermatozoons entsteht. Wenn über diesen Punkt zwar durchaus nicht alle, aber immerhin die bei Weitem grössere Zahl der Autoren übereinstimmt, herrschen um so grössere Differenzen bezüglich der Herkunft der übrigen Bestandtheile des Spermatozoons. Indem wir die Auffassung Derjenigen, zumeist älterer Autoren, welche entweder das ganze Spermatozoon aus dem Kern herleiteten oder diesem die Antheilnahme am Aufbau desselben ganz absprachen, heute übergehen können, werden wir dagegen jenen Fragen unsere Aufmerksamkeit zu widmen haben, ob nicht etwa Theile des Kerns am Aufbau der vor und hinter dem Kopf gelegenen Parthien, d. h. also der Kopfkappe, des Spitzenstücks, des Mittelstücks oder vielleicht des Axenfadens, betheiligt sind, und welche Rolle ein so wichtiges Zellorgan wie das Centrosoma beim Aufbau des Spermatozoons zu spielen hat.

Nach dieser Richtung ist in den letzten Jahren eine grosse Zahl mehr oder weniger eingehender Untersuchungen angestellt worden; wir nennen nur die Namen von JENSEN, FLEMMING, MOORE, SABATIER, NIESSING, BERTACCHINI, BÜHLER, SUZUKI, RAWITZ, F. HERMANN, MC. GREGOR, BENDA, VON LENHOSSEK, MEVES und werden uns vor Allem nach den sehr gründlichen Untersuchungen der letztgenannten Autoren zu richten haben. Als Untersuchungsmaterial empfahlen sich naturgemäss diejenigen Wirbelthiere, welche mit verhältnissmässig grossen Spermatozoen ausgerüstet sind, also vor Allem die Selachier und unter den Amphibien die Salamander (Fig. 238 u. 233 p. 417 u. 411); ausserdem erregten aber auch besonders die Säugethiere das Interesse der Bearbeiter dieses Gebietes, und so kommt es, dass unsere Kenntnisse von der Spermatogenese einiger dieser immer wieder untersuchten Formen (Selachier, Salamandra, Ratte, Meerschweinchen) ziemlich vollständige sind, während andere, weniger günstige Formen (Teleostier, Reptilien, Vögel) bisher stark vernachlässigt wurden. Dementsprechend werden wir uns bei unserer Darstellung an die genannten drei Abtheilungen und unter ihnen wieder ganz besonders an den Salamander und die Säugethiere (vor Allem an Ratte und Meerschweinchen) zu halten haben, da bezüglich der Selachier unter den Autoren noch ziemlich starke Differenzen im Hinblick auf die Herkunft der einzelnen Parthien des Spermatozoons bestehen.

Wir beginnen unsere Darstellung von der Umwandlung der Spermatide in das Spermatosom am besten mit dem Salamander, bei welchem sie von FLEMMING (1888), HERMANN (1889—1897) und in neuerer Zeit besonders von MEVES (1897 u. 1898) in höchst eingehender Weise studirt wurden; ganz neuerdings ist auch eine Untersuchung von MC. GREGOR (1899) an Amphiuma angestellt worden, die wir hier noch kurz berücksichtigen können.

Nach Vollzug der zweiten Reifungstheilung stellt die Spermatide eine runde Zelle mit grossem, chromatinreichem Kern dar, an welcher alsbald die Umwandlungsvorgänge ihren Anfang nehmen, und zwar lassen sich dieselben zunächst an der stark randständigen Lage der

(bereits in der Zweizahl vorhandenen) Centrosome erkennen (Fig. 299 *A*). Diese Verschiebung bis dicht unter die Zellwand hat unmittelbar nach der Theilung stattgefunden, nachdem schon vorher die Verdoppelung des Centrosomas erfolgt war. Zwischen den Centralkörpern und dem Kern liegt die Sphäre (das Idiozom von MEVES): auch der sog. Zwischenkörper mit dem Rest der Verbindungsfasern ist noch vorhanden (Fig. 299 *A* u. *B*).

Da der Zwischenkörper Ringform zeigen kann, wie dies übrigens auch aus Fig. 299 *B* zu ersehen ist, so hat man ihn zur Bildung des sogleich noch zu besprechenden Ringes in Beziehung gebracht, der mit dem Axenfaden in Verbindung steht (Fig. 301 *A—E*, HERMANN), wie man über-

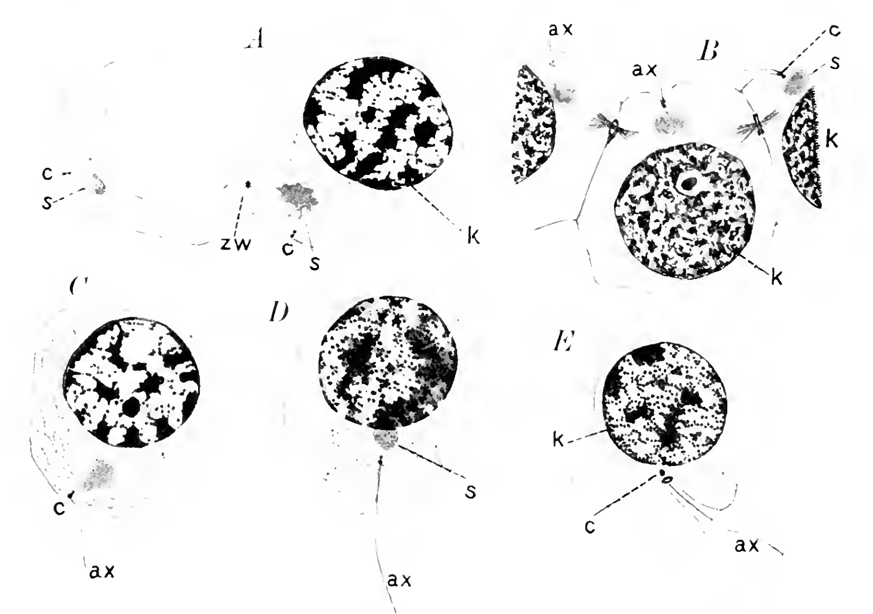


Fig. 299. Spermatiden von Salamandra maculosa. *A* u. *B* (*B* von Amphiuma) nach der letzten Spermatocyten-Theilung, *C—E* die Wanderung der Centrosome nach dem Kern zeigend, mit beginnender Umwandlung des distalen Centrosomas (nach MEVES, *B* nach MC. GREGOR).

ax Axenfaden, *c* Centrosome und in deren Nähe die Sphäre (*s*), *k* Kern, *zw* Zwischenkörper.

haupt im Allgemeinen geneigt war, das Mittelstück oder Theile desselben von dem aus dem Spindelrestkörper hervorgegangenen Nebenkern herzuleiten (BERTACCHINI 1898; man vgl. hierzu p. 517 ff.). Es sei gleich hier erwähnt, dass diese Auffassungen nach den Untersuchungen von MEVES und MC. GREGOR nicht haltbar sind.

Wir haben der Centrosome gleich zu Anfang Erwähnung gethan, weil nach den übereinstimmenden und an ganz verschiedenartigen Objecten (Scyllium, Raja, Bufo, Triton, Salamandra, Amphiuma, Lacerta, Fringilla, Mus, Cavia, Homo u. a.) gemachten Beobachtungen einer Anzahl Autoren (MOORE 1894 u. 1896, BÜHLER 1895, MEVES 1897—1899, v. LENHOSSEK 1898, BENDA 1891 bis 1898, BERTACCHINI 1898, SUZUKI 1899, MC. GREGOR 1899) von den

Centralkörpern die erste Anlage des Schwanzfadens ausgeht. Von dem peripher gelegenen Centrosom her sieht man einen ausserordentlich zarten Faden aus der Zelle hervorwachsen (Fig. 299 *B* u. *C*), den Axenfaden des künftigen Spermatozoenschwanzes. Ob der feine Faden aus dem Centrosoma herauswächst, also aus dessen Substanz entsteht, oder ob bei seiner Bildung Cytoplasmatheile mit verwendet werden und es sich gewissermaassen um einen am Centralkörper festgehefteten „Mitomfaden" des Cytoplasmas handelt, muss zunächst unentschieden bleiben, jedenfalls aber erweisen sich Centrosom und Axenfaden bei der Färbung als substantiell verschiedenartig

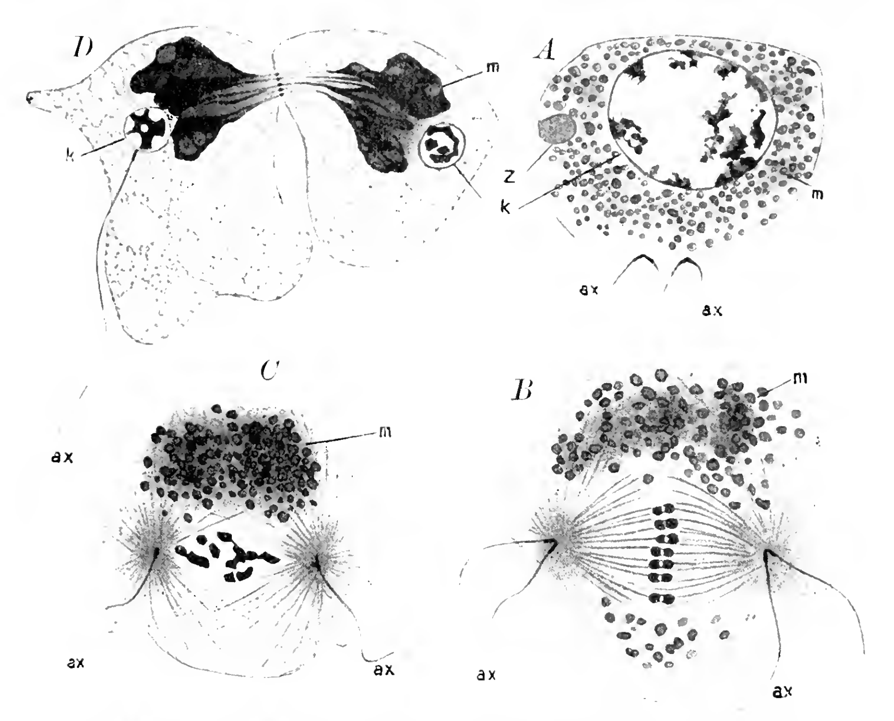


Fig. 300. *A* u. *B* Spermatocyten I. Ordnung von Phalera bucephala in Ruhe und Theilung, *C* Spermatocyte II. Ordnung, *D* Spermatiden (die Spermatocyte ist getheilt, in *D* fehlt rechts der Axenfaden) nach Meves.

ax Axenfaden, *k* Kern, *m* Mitochondrien und Mitochondrienkörper (in *D*), *z* Spindelrestkörper (Zwischenkörper).

(Meves). Bei der bedeutenden Länge, welche der Axenfaden erreicht, ist es übrigens selbstverständlich, dass direct oder indirect cytoplasmatische Substanz zu seiner Bildung verwendet werden muss.

Unter Umständen treten die Axenfäden ausserordentlich früh und zwar nicht an den Spermatiden, sondern bereits an den Spermatocyten auf. Um dieses einigermaassen überraschende Verhalten genauer kennen zu lernen, möchten wir schon an dieser Stelle auf einige Stadien aus der Spermatogenese der Lepidopteren eingehen. Nach den Beobachtungen

[1]) In Fig. 300 *B* ist der im Original fehlende, in anderen Figuren aber vorhandene zweite Axenfaden der rechten Seite hinzugefügt.

von MEVES und HENNEGUY sind bereits an den Spermatocyten I. Ordnung vier dünne Fäden vorhanden, die paarweise an zwei V förmigen Gebilden ansitzen (Fig. 300 *A*). Bei der Theilung wird ihr Berührungspunkt in das Centrum der Strahlung an den beiden Spindelpolen einbezogen (Fig. 300 *B*); es handelt sich also um die Centrosome, von denen die Axenfäden ausgehen. Bestätigt wird dies auch durch das weitere Verhalten, indem nach vollzogener Theilung der Spermatocyte I. Ordnung die Axenfäden bei der Theilung der Spermatocyten II. Ordnung ebenfalls mit an die Spindelpole gezogen werden (Fig. 300 *C*) und sich dann am ruhenden Kern ganz wie der Axenfaden der Spermatozoengeissel vorfinden (Fig. 300 *D*; man vgl. auch Fig. 315 *B*, p. 520). Jetzt ist natürlich an jedem Pol nur noch ein Axenfaden vorhanden.

Ein dem hier beschriebenen nicht unähnliches Verhalten lernten wir bei Besprechung der sog. Riesenspermatozoen kennen, indem bei ihrer Bildung die Theilung der Spermatocyten II. bezw. auch I. Ordnung unterbleibt und in Folge dessen Samenbildungszellen mit zwei oder vier Geisseln zur Ausbildung gelangen (Fig. 269, p. 459).

Das Zurückverlegen der Bildung des Axenfadens in so frühe Stadien ist in so fern von ganz besonderem Interesse, als es uns das Bewegungscentrum für die Theilungsvorgänge der Zelle in directer Beziehung zu dem Schwanzfaden des Spermatozoons zeigt; der basale Endpunkt der Geissel entspricht dem Centrum des Spindelpols. Wie das Centrosoma für die Bewegungsvorgänge in der Zelle von Bedeutung ist, dürfte dies also auch für diejenige der Spermatozoengeissel der Fall sein (p. 507). Auffallend erscheint, dass das Centrosoma, welches (durch das Auswachsen des Axenfadens) bereits eine recht weit gehende Specialisirung erfahren hat, doch noch ganz wie vorher seiner Function als ein an der Mitose betheiligtes Organ obliegt, welches Verhalten wohl eher darauf schliessen lässt, dass der Axenfaden cytoplasmatischer Natur ist und nur unter dem Einfluss des Centrosomas seinen Ursprung nahm.

Ein Analogon findet die Zurückverlegung der Axenfadenbildung in dem frühen Auftreten der zweiten Längsspaltung der Chromosome, welches wir bei Besprechung der Ei- und Samenreifung noch genauer kennen lernen werden (Cap. VI).

Die nunmehr an der Spermatide sich vollziehenden Veränderungen sind vor Allem durch starke Lageverschiebungen des Kerns, der Sphäre und der Centrosome gekennzeichnet (Fig. 299—301). Der Kern nimmt die schon früher (Fig. 299 *C* u. *D*) angedeutete excentrische Lage ein und ruht schliesslich ganz an der Peripherie der Zelle; die Sphäre nähert sich ihm, um sich allmälig dicht an ihn anzulegen. Es darf gleich hier erwähnt werden, dass sie sich unter recht bedeutenden Formveränderungen zum Spitzenstück umbildet. Sphäre und Centrosome liegen vorläufig und auch noch in späteren Stadien einander sehr nahe (Fig. 299 *C* u. *D*); da sie aber später, ihrem verschiedenen Schicksal entsprechend, die beiden entgegengesetzten Pole des Kerns einzunehmen haben, so muss eine starke Lageverschiebung stattfinden, und zwar wird dieselbe (besonders von MEVES) so aufgefasst, dass die Sphäre um die Hälfte des Kerns herumrückt, worauf sie sich an dem nunmehr als Vorderende gekennzeichneten Pol in eine leichte Delle des Kerns einsenkt (Fig. 301 *A* bis *D*).

In etwas anderer Weise vollzieht sich dieser letztere Vorgang nach der Auffassung von MC. GREGOR, indem nach seiner Darstellung bei

Amphiuma und in Uebereinstimmung mit MOORE's früheren Befunden an Selachiern die Sphäre ihren Platz beibehalten würde und vielmehr die Centrosome ihn verändern und um den Kern herumrücken sollen (Fig. 304 *A—C*). Auch die Umbildung der Sphäre fasst er etwas anders auf, indem nach ihm nur ein Theil derselben das Spitzenstück liefert, ein anderer Theil aber mit in das Mittelstück einbezogen wird, ja sogar eine erhebliche Parthie desselben bildet, wovon noch die Rede sein wird.

Um die von der Sphäre weiterhin durchgemachten Veränderungen sogleich an dieser Stelle zu erledigen, sei erwähnt, dass das Auftreten einer Vacuole in ihr characteristisch zu sein scheint, dass weiterhin ihre Gestalt regelmässiger, kugelförmig geworden ist, dass sie aber dann die Form eines mit der Basis dem Kern anliegenden Kegels annimmt, der immer schlanker und spitzer wird und somit die endgiltige Gestalt des Spiesses oder Spitzenstücks (Akrosoma) erhält (Fig. 301 *A—E* u. 304 *B—H*).

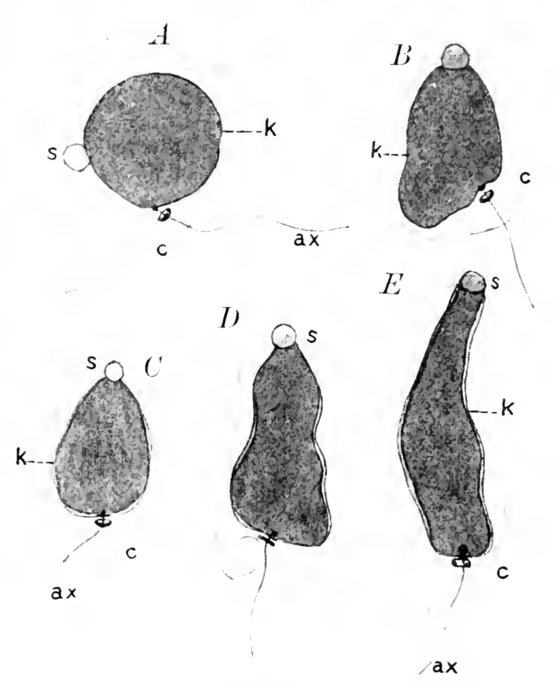


Fig. 301. Spermatiden von Salamandra maculosa, die Formveränderungen des Kerns und der Centrosome zeigend (nach MEVES).
ax Axenfaden. *c* Centrosome. *k* Kern. *s* Sphäre.

Eine Betheiligung des Kerns und speciell der Kernmembran am Aufbau des Spitzenstücks, wie sie von FLEMMING, HERMANN u. A. angegeben wurde, scheint somit nicht stattzufinden, obwohl die Herkunft einer dunkler färbbaren, von der Basis ausgehenden und dementsprechend mit der Kernsubstanz in Berührung stehenden Markschicht des Spitzenstücks, welche sich als ein feiner Stift bis zu dessen Spitze erhebt (Fig. 302 *A—C*), unseres Wissens bisher nicht festgestellt werden konnte und der Verdacht einer nucleären Entstehung dieser Parthie bis zu einem gewissen Grade bestehen geblieben ist, wie auch aus BENDA's letzter Publication hervorgeht. Hierzu muss allerdings bemerkt werden, dass nach den Bildern, welche in der neuen Arbeit von MC. GREGOR gegeben werden, dieser dunkle Innentheil des Akrosoma bei Amphiuma von Anfang an vorhanden ist (Fig. 304 *A—H*), wie er ja auch bei anderen Formen gefunden wird (Fig. 307 *C* und *D*). Wenn die dunkle Parthie im Innern des fast ausgebildeten Spitzenstücks mit derjenigen der Sphäre wirklich identisch ist, so würden sich die obigen, nach den Bildern vom Salamander (Fig. 302 *A—C*) und besonders nach den Angaben der Autoren zunächst nicht ganz unwahrscheinlichen Vermuthungen einer nucleären Herkunft von selbst erledigen.

Die den Kern betreffenden Veränderungen bestehen zunächst in einem Feiner- und Dichterwerden des Chromatingerüsts; sodann erfolgt eine Abhebung der Kernmembran, sowie eine allmälige Veränderung seiner Gestalt im Sinne der fortschreitenden Ausbildung zum Spermatozoenkopf (Fig. 299—305). Zunächst nimmt der Kern eine breit kegelförmige, später eine immer schlankere Gestalt an, bis er schliesslich die Stabform des Kopfes erreicht, wie sie das ausgebildete Spermatozoon zeigt (Fig. 233 p. 411). Es hat gleichzeitig eine immer stärkere Verdichtung des Chromatins stattgefunden, so dass der Kern auch in dieser Hinsicht die Structur des fertigen Spermatozoenkopfes angenommen hat. Der noch jugendliche Kopf ist scheidenartig von der abgehobenen Kernmembran umgeben, und um diese bildet das Cytoplasma eine Hülle von immerhin noch ansehnlicher Stärke (Fig. 302 *A—C* u. Fig. 304 *G* u. *H*), bis sich dieselbe enger und enger dem Kern anlegt und hierbei auch der zwischen Kernmembran und Chromatin vorhandene Raum verloren geht. Damit ist dann die compacte Beschaffenheit des Kopfes erreicht (Fig. 305 *H*).

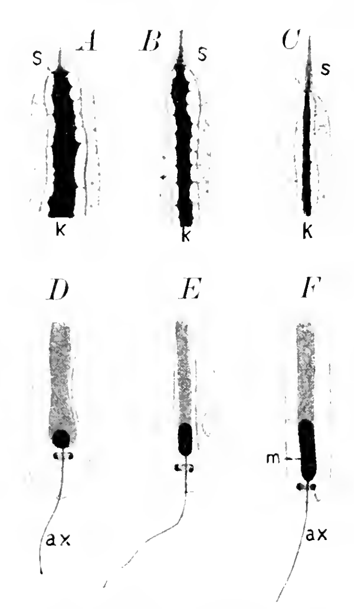


Fig. 302. *A—C* Vorderenden der Spermatiden von Salamandra maculosa, die Umbildung des Kerns (*k*) und Spitzenstücks (*s*) zeigend.
D—F Hinterende der Kopfparthie, das in Ausbildung begriffene Mittelstück (*m*) und das distale Centrosoma mit dem Axenfaden (*ax*) zeigend.

Von besonderem Interesse sind die Umbildungen der Centrosome und die damit in Verbindung stehenden Vorgänge. Ihre Lageveränderung beginnt mit einer Einsenkung des Cytoplasmas, welche mit dem Fortschreiten der Centralkörper in's Zellinnere und gegen den Kern hin tiefer wird [1]) (Fig. 299 *B—E*). Diese trichterförmige Einstülpung ist bei Salamandra sehr gut entwickelt und findet sich auch bei anderen Formen, z. B. bei Triton (nach Benda) und Amphiuma (nach Mc. Gregor), braucht jedoch nicht vorhanden zu sein, wie bei den Selachiern oder auch bei den Säugethieren, bei welchen Formen dann die stets in Verbindung mit dem Axenfaden bleibenden Centrosome durch das Cytoplasma auf den Kern zu wandern oder gegen ihn hin wachsen. In beiden Fällen können die Centrosome eine auffallende Veränderung ihrer Gestalt erleiden, indem das distale (äussere) sich zu einer kleinen Scheibe und später in Folge einer centralen Durchbohrung zu einem Ring umformt, welcher nunmehr die Oeffnung umgibt, durch die der Axenfaden aus dem Cytoplasma austritt (Fig. 299 *E* u. Fig. 301). Letzteres Verhalten tritt dann noch weit deutlicher hervor, wenn eine Einstülpung des Cytoplasmas nicht vorhanden ist und das distale Centro-

[1]) Wir sehen dabei von der durch Mc. Gregor angenommenen Wanderung der Centrosome gegenüber der an ihrem Ort verbleibenden Sphäre ab und verweisen nur auf das hierüber bereits Mitgetheilte (p. 500).

soma an der Zelloberfläche liegen bleibt (Fig. 303 *A*), während das proximale gegen den Kern hin auswächst (Fig. 303 *B—E*), wie dies bei den Selachiern der Fall ist. Es entsteht dadurch ein faden- oder stabähnliches Gebilde zwischen dem Kern und dem distalen Centrosoma (Fig. 303 *F* u. *G*), welches im Wesentlichen die Anlage des Mittelstücks darstellt. Ein ähnliches Verhalten der Centrosome werden wir noch von den Gastropoden kennen lernen (Fig. 309 *A—E* p. 514).

Der proximale Centralkörper bewahrt zunächst die Gestalt eines Korns, welches dem Zellkern dicht anliegt (Fig. 301 *A* u. *B*); er plattet sich dann ab und senkt einen Zapfen in die Kernsubstanz ein. Dieser letztere schwillt alsbald beträchtlich an und wird erst zu einem kugligen, später zu einem cylindrischen Körper (Fig. 301 *C—E*, Fig. 302 *D—F*), welcher bald den Umfang des Kernes erreicht und dessen Substanz an der betreffenden Stelle verdrängt, so dass er nicht mehr in den Kern bezw. die Basis des Kopfes eingesenkt erscheint, sondern sich diesem letzteren nunmehr als dasjenige Gebilde anschliesst, welches wir am ausgebildeten Spermatozoon der Urodelen als Mittelstück kennen (Fig. 233 p. 411). Dessen Ursprung würde somit auf das Centrosoma zurückzuführen sein, welches Verhalten durch die schon länger bekannte Thatsache bestätigt wird, dass bei der Befruchtung der Eier im Allgemeinen und ebenso bei den Amphibien (Axolotl, Triton) die Centrosome aus dem Mittelstück des Spermatozoons hervorgehen (R. Fick 1893, Michaelis 1897).

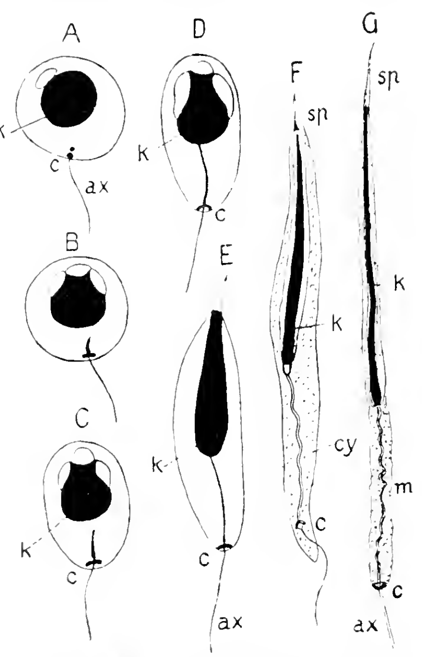


Fig. 303. *A—G* Ausbildung des Spermatozoons bei Selachiern. *A—E* nach Suzuki, *F* nach Moore, *G* nach Hermann. *ax* Axenfaden, *c* Centrosoma, *cy* Cytoplasma, *k* Kern, *m* Mittelstück, *sp* Spitzenstück.

Bei dem ansehnlichen Umfang, welchen das Mittelstück schon im vorliegenden Fall und noch mehr bei anderen Formen erreicht, ist die Frage zu erwägen, ob thatsächlich das ganze Mittelstück oder nur ein Theil desselben vom Centrosoma herrührt, bezw. ob das letztere vielleicht nur im Mittelstück niedergelegt ist, wofür manche bei der Befruchtung zu beobachtende Thatsachen sprechen (vgl. Cap. VI). Nach der von Meves für den Salamander gegebenen Darstellung würde in Wirklichkeit das ganze Mittelstück von den Centrosomen geliefert werden, während Mc. Gregor bei Amphiuma den Vorgang in etwas anderer Weise schildert. Nach ihm ist nicht nur das Centrosoma, sondern auch ein Theil der Sphäre (des Idiozoms) an der Bildung des Mittelstücks betheiligt. Während die eine Parthie der Sphäre das Spitzenstück liefert, wie wir

schon sahen (Fig. 304 *A—H*), bleibt die andere in der Nähe des Centrosomas (*B*, *C*) und findet sich schliesslich neben ihm am Hinterende des Kerns (*C*), dem sie sich eng anlagert, um zu einem halbkugelförmigen, später zu einem kugelförmigen Gebilde zu werden (Fig. 304 *D*, *E*). Jetzt ist auch das proximale Centrosoma mit ihr in Verbindung getreten (*E*), und wir haben nunmehr, wie auch weiterhin, ungefähr dieselben Bilder vor uns, welche wir durch Meves vom Salamander kennen lernten,

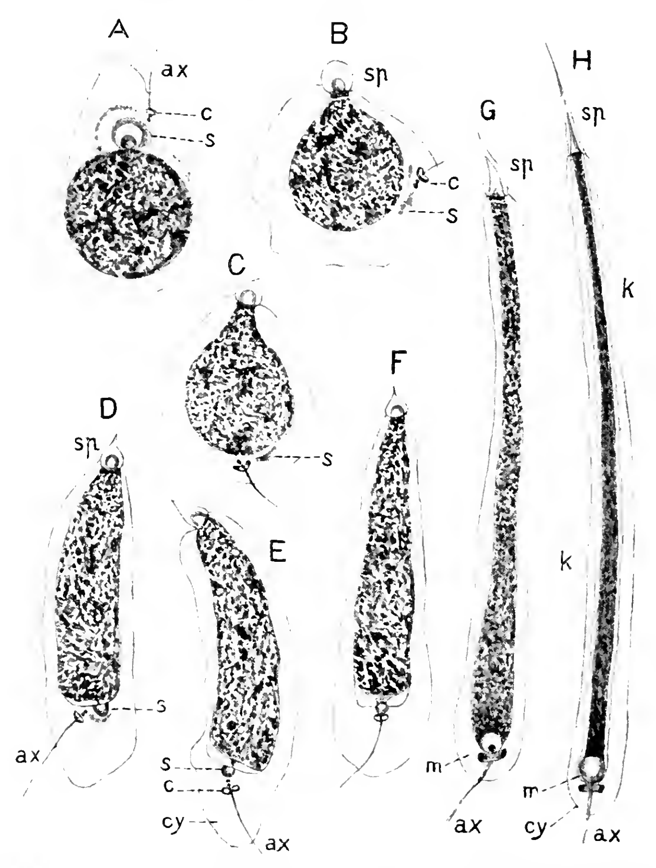


Fig. 304. *A—H* Spermatiden von Amphiuma, welche die Umbildung der Sphäre und Centrosome zum Akrosoma und Mittelstück zeigen (nach Mc. Gregor).
ax Axenfaden, *c* Centrosoma, *cy* Cytoplasma, *k* Kern, *m* Mittelstück, *s* Sphäre, *sp* Spitzenstück (Akrosoma).

nur dass eben das grössere kugelförmige Gebilde nicht vom Centrosoma, sondern von der Sphäre herrühren soll. Dasselbe senkt sich ganz ähnlich wie beim Salamander in die Kernbasis ein und wird wie bei diesem zum Haupttheil des Mittelstücks (Fig. 304 *F—H* und Fig. 301, 302 und 305). In ihm sieht man als „Endknöpfchen" das proximale Centrosoma und dahinter den Ring (Fig. 304 *G*, *H*).

Ganz sicher erscheint Mc. Gregor selbst diese Darstellung nicht, doch vertritt er sie immerhin gegenüber derjenigen von Meves, und man muss sagen, dass einige seiner Bilder, auf welchen der schon kugelförmige

Sphärenantheil des Mittelstücks völlig isolirt von den centrosomatischen Gebilden liegt (Fig. 28 und 30, Tafel V), sehr für seine Auffassung sprechen, obwohl man noch zwingendere Beweise für dieselbe gewünscht hätte.

Eine Herleitung der Hauptparthie des Mittelstücks von anderen Bestandtheilen als den Centrosomen, speciell von der Sphäre oder dem „Nebenkern“, ist auch früher schon angenommen worden (PLATNER 1889, HENKING 1891, CALKINS 1895, HERMANN 1897, MOORE 1896, PAULMIER 1899 u. A.); überhaupt hat der Punkt, ob das Mittelstück allein durch das Wachsthum der Centrosome entsteht oder ob diese durch Theile des Cytoplasmas mantelartig umlagert werden, eine Streitfrage der Autoren (MEVES, BENDA, HERMANN) gebildet. Erlangt das Mittelstück einen sehr bedeutenden Umfang, so wird man von vornherein die Betheiligung des Cytoplasmas an seiner Bildung für wahrscheinlich halten.

Nach BENDA's Beobachtungen scheint auch da, wo das Mittelstück an und für sich schon ziemlich umfangreich ist, eine, wenn auch nur schwache Mantelbildung in seiner Umgebung stattzufinden. Zumal bei denjenigen Formen, bei welchen die Centrosome sehr klein bleiben, wird man das Auftreten einer solchen Mantelbildung von vornherein annehmen dürfen. Von den Säugethieren ist bekannt, dass die spiralige Hülle des sog. Verbindungsstückes durch Anlagerung feiner Körnchen gebildet wird, und auch bei den Sauropsiden scheinen ganz ähnliche Verhältnisse obzuwalten (BENDA 1892—98). Dem kann noch hinzugefügt werden, dass MEVES (1900) in einer soeben veröffentlichten Arbeit, auf welche weiter unten (p. 519) noch näher eingegangen werden soll, die Bildung des Mittelstücks aus Mitochondrienkörnern beschreibt, die den centrosomatischen Antheil umlagern.

Fig. 305. Hinterenden der Kopfparthie bezw. Schwanzbasis in verschiedenen Stadien der Spermatiden von *Salamandra maculosa* (nach MEVES).
ax Axenfaden mit Randsaum, *c* distales Centrosoma, *k* Kern, *m* Mittelstück.

Der aus dem distalen Centrosoma entstandene ringförmige Körper macht noch weitere Veränderungen durch. In Folge der schon oben besprochenen Längsstreckung des Kerns und Zurücktretens des Cytoplasmas gleicht sich die Einstülpung des letzteren allmälig wieder aus.

und der Ring nimmt secundär die Lage an der Zelloberfläche ein, welche er bei anderen Formen von Anfang an bewahrt (Fig. 302 u. 305). Seine nunmehr erfolgende Gestaltsveränderung scheint im engen Zusammenhang mit der weiteren Ausbildung des Schwanzfadens zu stehen, ohne dass diese allerdings völlig von ihm abhängig wäre, denn nach den Angaben von MEVES u. MC. GREGOR[1]), welche zu derjenigen von HERMANN im Gegensatz stehen, findet sich neben dem Axenfaden bereits ein zarter Randsaum vor, wenn der Ring noch gänzlich unverändert ist (Fig. 305 *A*). In Folge eines rascheren Wachsthums des Randfadens kommen auch bald die wellenförmigen Biegungen des Randsaums zum Vorschein. Die weitere Ausbildung des Schwanzfadens vollzieht sich dann in Verbindung mit der Umwandlung des Ringes, indem auf der dem Randsaum entgegengesetzten Seite des Axenfadens an diesem sich das Cytoplasma vorzuschieben beginnt, um die Mantelschicht des Axenfadens zu bilden. Dabei zieht sich der Ring ungefähr in Form eines Pessars aus und erfährt eine beträchtliche Ausdehnung, so dass er schliesslich in der Mitte durchreisst (Fig. 305 *B—E*). Jetzt besteht er also aus zwei hufeisenförmigen Hälften, von denen die eine ihre bisherige Lage an der Basis des Schwanzfadens bewahrt, um sich später dem Mittelstück anzulegen und mit ihm zu verschmelzen (Fig. 305 *F—H*), während die andere Hälfte des Ringes von dem am Axenfaden vorwachsenden Cytoplasma vorangeschoben wird (Fig. 305 *E—G*), wobei die beiden freien Schenkel am Axenfaden hingleiten. Dieses Vorwachsen des Cytoplasmas soll nur bis zu der Stelle erfolgen, wo sich die Grenze zwischen dem Haupt- und Endstück des Schwanzfadens befindet (Fig. 233 p. 411).

Damit würde also die Bildung des Spermatozoons vollendet und der Nachweis geliefert sein, dass die einzelnen Bestandtheile desselben aus ganz bestimmten Parthien der Bildungszelle (Spermatide) ihren Ursprung nehmen; der Zellkern hat sich zum Kopf umgewandelt, das Cytoplasma ist in den Schwanzfaden übergegangen, die Sphäre lieferte das Spitzenstück, während die Centrosome der Hauptsache nach im Mittelstück enthalten sind. Hierdurch findet also der alte Satz, dass das geschwänzte Spermatozoon den Werth einer Zelle hat, bis in's Einzelne hinein seine Bestätigung.

Die immer wieder und auch in letzter Zeit noch ausgesprochenen Vermuthungen oder Angaben über eine Betheiligung des Kerns an der Lieferung bestimmter Theile des Spermatozoons ausser dem Kopf, so besonders des Spitzenstücks, das von der Kernmembran gebildet werden sollte (HERMANN), oder des vom Kern her auswachsenden Axenfadens (NIESSING u. A.), finden durch die neueren Beobachtungen an Selachiern, Amphibien und Säugethieren jedenfalls keine Bestätigung, sondern danach sind die genannten Theile cytoplasmatischen Ursprungs.

[1]) Die von MC GREGOR für die Bildung des Schwanzes gegebene Darstellung stimmt im Ganzen mit derjenigen von MEVES überein, wenn sich auch im Speciellen bezüglich der Umgestaltung des Ringes gewisse Differenzen finden und besonders auch die Verschmelzung eines Theils des Ringes mit dem Mittelstück zur Bildung eines hinteren Abschnittes desselben (Fig. 305 *F—H*) für Amphiuma in Abrede gestellt wird.

Von grosser Bedeutung ist die durch diese neueren Untersuchungen erfolgte Feststellung des Schicksals und der Umbildung der Centrosome. Dieselben konnten von der letzten Spermatocyten-Theilung an verfolgt werden; sie liegen ganz an der Peripherie der Zelle, weit vom Kern entfernt, und hier wächst der Axenfaden des Schwanzes von ihnen aus, der also schon desshalb in seiner Entstehung nichts mit dem Kern zu thun hat. Die mit dem Axenfaden dauernd verknüpften Centrosome rücken sodann erst an den Kern heran, um sich als Mittelstück fest an die Basis des aus dem Kern entstandenen Kopfes anzulegen. Die Centrosome sind also auch im ausgebildeten Spermatozoon vorhanden, unter Umständen sogar, wie z. B. bei den Säugethieren, in einer gegen vorher kaum modificirten Form als kleine Körnchen oder Knöpfchen (Fig. 226, 232 p. 400 und 406, Fig. 306). Wie erwähnt, treten sie später bei der Befruchtung aus ihrer scheinbaren oder wirklichen Ruhe wieder in eine lebhaftere Action.

Da man die Centrosome bei der Zelltheilung eine wichtige Rolle spielen sieht oder doch in so fern mit einer gewissen Sicherheit auf eine solche schliessen darf, als die Strahlensysteme des Cytoplasmas und die Spindelfasern in ihnen zusammenlaufen, liegt die von verschiedenen Autoren (Benda, F. Hermann, von Lenhossek, Meves u. A.) geäusserte Vermuthung sehr nahe, die Centrosome möchten auch innerhalb des Spermatozoons eine bestimmte, vielleicht zu den Bewegungen des Schwanzfadens in Beziehung stehende Function haben und somit nicht nur als vorläufig ruhende Zellorgane hier niedergelegt sein, die einer späteren Wirksamkeit (bei der Befruchtung und Zelltheilung) entgegen harren. Diese Vermuthung wird verstärkt durch die Beobachtungen, welche den in Ausbildung begriffenen Axenfaden des Spermatozoons in Verbindung mit dem noch als Centrum der Spindel- und Cytoplasmafasern dienenden Centrosoma zeigen (vgl. p. 499 und Fig. 300 *B* und *C*).

Jedenfalls befinden sich die Centrosome bei der Bildung des Spermatozoons bereits in einer von ihren sonstigen Functionen abweichenden Thätigkeit, indem die Bildung des Axenfadens von ihnen ausgeht, dessen Verbindung mit dem Kopf durch sie bewirkt und dauernd hergestellt wird, und indem sie gleichzeitig einen wichtigen Antheil an der Bildung des Mittelstücks nehmen. Dadurch, dass sie bleibend an der Basis des Schwanzes, des Bewegungsorgans der Samenzelle, in directester Verbindung mit ihm liegen und ein Theil von ihnen sogar auf diesen übergehen soll, wird jene Vermuthung, dass sie von motorischer Bedeutung seien und dass möglicher Weise der Reiz zu den Bewegungen des Schwanzfadens von ihnen ausgehen könnte, noch verstärkt. Hierdurch braucht übrigens die auf Beobachtungen gestützte Auffassung von der Contractilität und selbstständigen freien Beweglichkeit des Schwanzes nicht nothwendiger Weise beeinflusst zu werden, da dieselbe jedenfalls auch neben der (möglicher Weise mehr regulirenden) Wirksamkeit der Centrosome bestehen könnte. Dass der Geissel oder einzelnen Parthien derselben an und für sich Contractilität und Bewegungsfähigkeit zukommt (p. 415 ff.) kann kaum zweifelhaft sein und wird auch wieder durch die Versuche von Meves gezeigt (1899), der den Schwanzfaden von Salamander-Spermatozoen hinter dem Mittelstück abschnitt und ein unverändertes Fortbestehen der Bewegungsfähigkeit beobachtete.

Wir möchten an dieser Stelle kurz auf jenen Vergleich der Sper-

matozoen mit den Flimmerzellen hinweisen, zu welchem die Beziehungen von Centrosomen und Axenfaden Veranlassung gaben. Dass ein Vergleich zwischen Flimmerzelle und Spermatozoon nahe liegt und letzteres gewissermaassen als modificirte Geisselzelle angesehen werden kann, wurde bereits mehrfach erwähnt. Man hat nun die Basalkörperchen, welche sich am Grunde der Cilien vieler Flimmerzellen finden und welche sich in ihrem Färbungsvermögen den Centralkörpern sehr ähnlich verhalten, im Hinblick auf die Gestaltungsverhältnisse der Spermatozoen als umgewandelte Centrosome oder doch als Abkömmlinge von solchen betrachtet (v. LENHOSSEK 1898, HENNEGUY 1898). Den Basalkörperchen der Flimmerzellen würde somit eine entsprechende Bedeutung zugeschrieben werden, wie man sie bezüglich des modificirten Centrosomas an der Basis des Axenfadens im Spermatozoon vermuthet hat, d. h. sie wurden als „dynamisches Centrum", als Motor der Bewegungen der Geissel angesehen. Diese Annahme hat zweifellos viel Verführerisches an sich und ist in den diesbezüglichen Arbeiten der letzten Jahre immer wieder discutirt worden. Es hat nicht an Stimmen für diese Ansicht, aber auch nicht an solchen dawider gefehlt; es ist hier nicht der Ort, auf die einzelnen derselben einzugehen, sondern wir verweisen, ausser den erwähnten Arbeiten von v. LENHOSSEK u. HENNEGUY, auf die neueren Publicationen von HEIDENHAIN 1899, PETER 1899, FÜRST 1900, BOVERI 1901 und GURWITSCH 1901.

Hinzufügen möchten wir noch, dass die Frage an weiterem Interesse gewinnt, wenn man die Basalkörperchen der Wimperzellen oder die Endknöpfchen der Spermatozoengeissel mit den basalen Anschwellungen vergleicht, welche sich an den Cilien der Infusorien sowie an der Geisselbasis einzelliger Schwärmer finden (TÖNNIGES 1901, PLENGE 1899). Für diese Basalkörperchen der ciliaten Infusorien gilt jedenfalls, dass sie sich morphologisch und hinsichtlich ihrer Färbung ganz so wie diejenigen der Wimperzellen bei den Metozoen verhalten, wie von TÖNNIGES an Schnitten durch verschiedene Infusorienarten festgestellt werden konnte. Da von Centrosomen im eigentlichen Sinne bei diesen Formen nicht die Rede sein kann, gestaltet sich die Frage von vornherein abweichend, d. h. es muss auf die gleiche Herleitung der Basalkörperchen, wie man sie für die Flimmerzellen annahm, verzichtet werden; trotzdem liegt aber gerade bei den nur mit e i n e r Geissel versehenen Schwärmlingen der Vergleich dieses Endknöpfchens mit dem der Spermatozoengeissel besonders nahe, zumal wenn man den Ursprung bedenkt, den die flagellatenförmigen Spermatozoen genommen haben dürften (man vgl. hierzu p. 398).

Die bisherige Darstellung von der Bildungsweise der Spermatozoen bezog sich vorzugsweise auf ein bestimmtes Object (S a l a m a n d r a), doch kann hinzugefügt werden, dass die Umbildung der Spermatide zum Spermatozoon auch bei recht abweichend gebauten Spermatozoen nach dem gleichen Princip verläuft; als Beweis hierfür können die wiederholt und auch in neuerer Zeit sehr genau untersuchten Säugethierspermatozoen, also diejenigen einer von den Amphibien recht weit abliegenden Classe der Wirbelthiere gelten (v. LENHOSSEK 1898, MEVES 1897—99, BENDA 1897, NIESSING 1897, HERMANN 1889, MOORE 1894, v. BARDELEBEN 1898 u. A.).

Bei den S ä u g e t h i e r e n finden sich ebenfalls bald nach der letzten Theilung der Spermatocyten die beiden Centrosome dicht

am Zellrand, und das distal gelegene wächst auch hier in den Axenfaden aus, worauf die Wanderung der Centrosome nach dem Kern hin beginnt (Fig. 306 u. 307). Der proximale Centralkörper tritt in Verbindung mit dem Kern; der distale bleibt zunächst in kurzer Entfernung von ihm liegen. Es scheint, dass bei manchen Säugethieren auch später nur eine geringe Veränderung in diesem Verhalten eintritt; höchstens findet noch eine nachträgliche Theilung der Centralkörper in mehrere neben einander liegende Körnchen statt (Fig. 308 *A*—*F*), wie dies ja auch die ausgebildeten Spermatozoen noch erkennen lassen (Fig. 226 u. 232 p. 400 u. 406). Bei manchen Arten, so z. B. beim Meerschweinchen und auch bei den menschlichen Spermatozoen, kommt es ausserdem am distalen Centrosoma zur Ausbildung eines Ringes, welcher späterhin am Axenfaden hinunter rückt und dann verschwindet (Fig. 308 *A*—*D*).

Die Umbildung der Centrosome ist also in den bei den Säugethieren bekannten Fällen eine weit weniger beträchtliche. Mit ihrer Form und Grösse scheinen sie gewissermaassen ihren Character als Centrosome zu bewahren; jedenfalls erreichen sie bei Weitem nicht jenen bedeutenden Umfang wie beim Salamander und anscheinend auch bei anderen Formen, bei welchen sie allein das recht umfangreiche Mittelstück liefern sollen. Bei den Säugethieren nimmt das sog. Mittel- oder Verbindungsstück seine Entstehung aus kleinen Körnchen des Cyto-

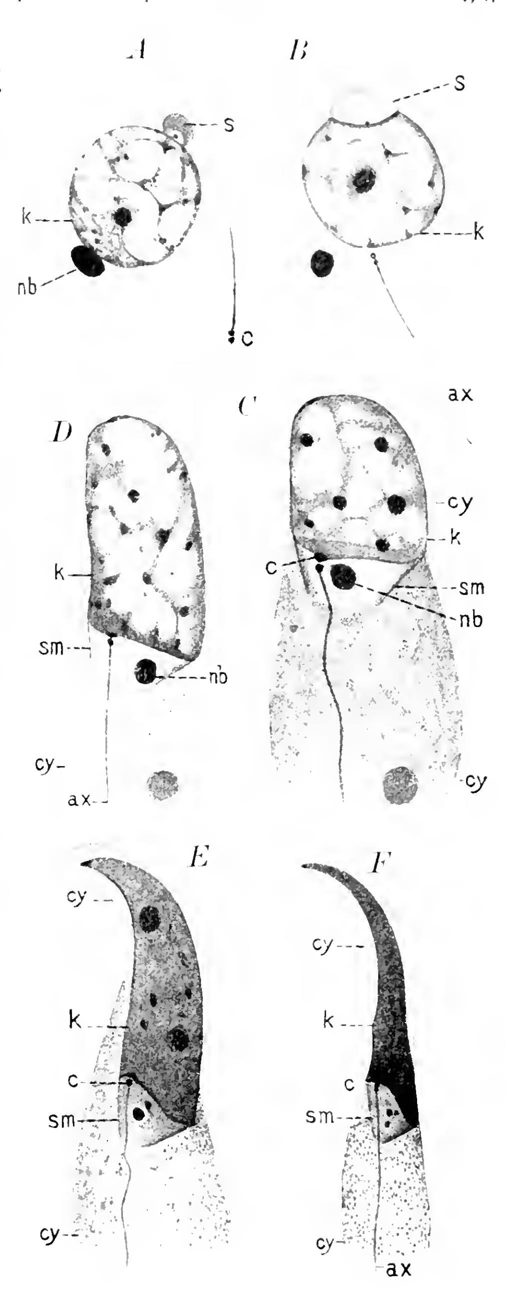


Fig. 306. Spermatiden von Mus decumanus, in verschiedenen Stadien der Ausbildung (nach v. Lenhossek).

ax Axenfaden, *c* Centrosome, *cy* Cytoplasma, *k* Kern, *nb* Nebenkörper, *s* Sphäre, *sm* Schwanzmanschette (Faserkorb).

plasmas, welche sich zur Bildung des spiraligen Mantels um den Axenfaden lagern (v. Brunn, Benda). Schon hieraus ergibt sich, dass das „Mittelstück" der Säugethiere demjenigen der Amphibien nicht ohne Weiteres homolog sein kann; diese bereits bei Betrachtung der Morphologie der Spermatozoen (p. 422) ausgesprochene Vermuthung wird sich bei genauerer Kenntniss der Spermatogenese jedenfalls auch noch für eine ganze Anzahl anderer Spermatozoen bestätigen.

Der Kern bildet sich auch in der Spermatogenese der Säugethiere in Folge gewisser Structur- und Formveränderungen zum Spermatozoenkopf um (Fig. 306—308), welcher Vorgang besonders bei den Spermatozoen mit gebogener Kopfform in recht characteristischer Weise verläuft (Fig. 306).

Bekanntlich sitzen der vom Kern gelieferten Parthie des Kopfes der Säugethierspermatozoen noch mehrere Schichten verschiedenartiger Substanz auf (Fig. 226 *A* p. 400). Es handelt sich zunächst um den umfangreichsten Theil, das sog. Spitzenstück, welches ganz wie dasjenige des Salamanders von der Sphäre geliefert wird und somit ebenfalls cytoplasmatischer Natur ist. Die Sphäre lässt übrigens schon frühzeitig eine Differenzirung erkennen, welche möglicher Weise zu derjenigen der von ihr gelieferten Kopfparthie in Beziehung stehen könnte. Sie enthält eine grössere Zahl von stark färbbaren Körnern, welche später zu einem grossen centralen Korn zusammenfliessen können (Fig. 307 *A—C*); so ist also an ihr eine centrale und periphere Parthie unterscheidbar, wie man sie in nicht unähnlicher Weise auch bei anderen Spermatiden findet (Fig. 304 *A* p. 504).

Die Lage- und Gestaltsveränderung der Sphäre ist naturgemäss eine ähnliche, wie wir sie bereits früher kennen lernten, nur mit den durch die andersartige Gestalt des ausgebildeten Spermatozoons bedingten Modificationen (Fig. 306—308). Aus ihrer Kugelform geht sie in Folge des Anlegens an den Kern in diejenige eines Halbmonds über, um sich dann nach vorn hin mehr oder weniger stark zu verjüngen, je nachdem es die endgiltige Kopfform des Spermatozoons verlangt (Fig. 306 u. 308). Zwischen dem aus der Sphäre hervorgegangenen umfangreichen Spitzenstück und dem Kern macht sich eine helle Zone bemerkbar (Fig. 307 *G*), die man als Kittsubstanz bezeichnet, und die wohl einer bei den ausgebildeten Spermatozoen an gleicher Stelle befindlichen Zone entspricht (Fig. 226 *E* p. 400). Am Vorderende des Kopfes bezw. des Spitzenstücks ist unterdessen auch die Kopfkappe zur Ausbildung gelangt (Fig. 307 *G*).

Bei der Ausbildung der Säugethierspermatozoen sind noch einige, auch bei der Spermatogenese anderer Thiere auftretende Vorgänge zu erwähnen, die wir bisher noch nicht kennen lernten, so z. B. das Auftreten des sog. chromatoiden Körpers, eines stark färbbaren, anfangs unregelmässig, später kugelförmig gestalteten Gebildes, welches ausser der Sphäre und den Centrosomen im Cytoplasma neben dem Kern vorhanden ist (Fig. 306 u. 307 *A—C*). Er bleibt recht lange erhalten und findet sich noch vor, wenn die Zelle bereits ziemlich stark in die Länge gestreckt ist; später verschwindet der chromatophile Körper, indem er immer heller und unscheinbarer wird, ohne dass sich über die Bedeutung dieses schon in den Spermatocyten vorhandenen Gebildes Sicheres aussagen liesse. Auch bei der Spermatogenese anderer Thiere kommen ausser dem Kern

noch andere Gebilde in den Samenbildungszellen vor und sind als „Nebenkerne“ beschrieben worden (vgl. p. 517).

Eine Bildung cytoplasmatischer Natur ist die sog. Schwanzmanschette, die auch als Schwanzkappe oder Schwanzblase bezeichnet wird. Sie tritt zu der Zeit auf, wenn der Kern noch rund ist und die Centrosome im Begriff sind, mit ihm in Berührung zu treten (Fig. 307 *E—G*). Gebildet wird sie durch ein System von Fäden, welche in der Umgebung der Centrosome am Kern ungefähr in einer Kreislinie entspringen; solcher Fäden sind anfangs nur wenige vor-

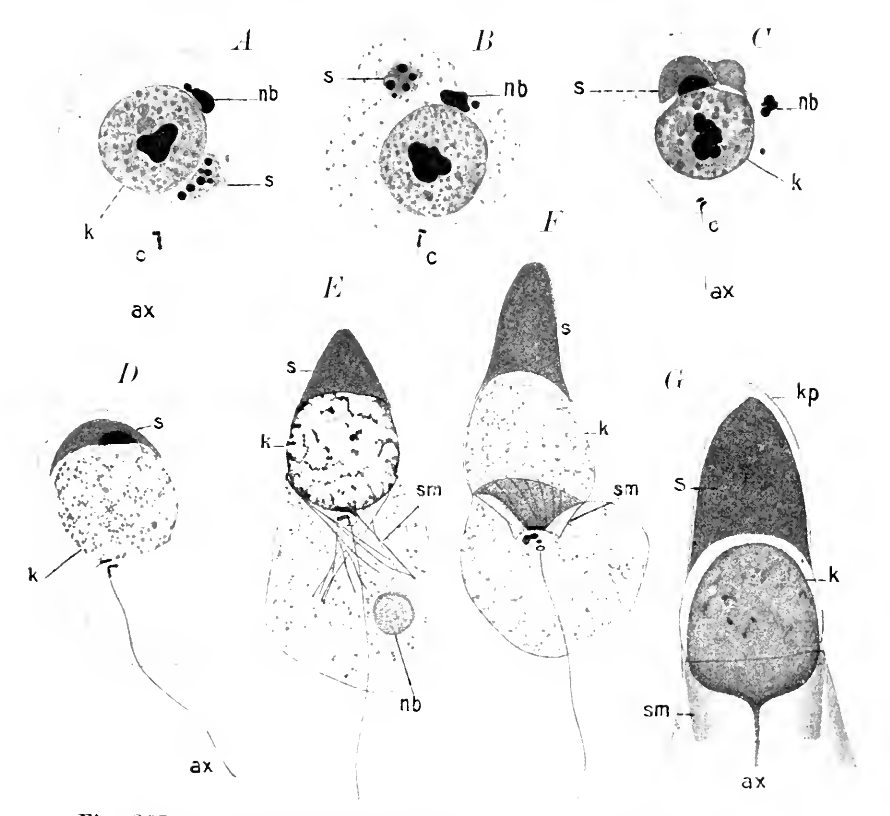


Fig. 307. Spermatiden von Cavia cobaya in verschiedenen Stadien der Ausbildung (nach MEVES, *G* nach v. LENHOSSEK).

ax Axenfaden, *c* Centrosome, *k* Kern, *nb* Nebenkörper, *s* Sphäre, *sm* Schwanzmanschette (Faserkorb).

handen, später tritt eine grössere Zahl auf; indem sie sich gleichzeitig verkürzen und verdichten, wird eine Art von Faserkorb um den Axenfaden gebildet (MEVES Fig. 307 *F* u. *G* u. Fig. 306 *C—F*). Auffällig ist, dass das von der Schwanzmanschette umfasste Kernsegment ein stärkeres Färbungsvermögen besitzt. Nach der Auffassung einiger Autoren soll sich die Schwanzmanschette an der Bildung der cytoplasmatischen Umhüllung des Axenfadens, d. h. also des Verbindungsstückes, betheiligen (v. LENHOSSEK, NIESSING), während nach anderen (speciell nach der von MEVES beim Meerschweinchen gewonnenen An-

schauung) die Schwanzmanschette noch vor der Ausbildung des Schwanzes spurlos verschwinden soll.

Eine Erscheinung, welche bei den Säugethierspermatozoen be-

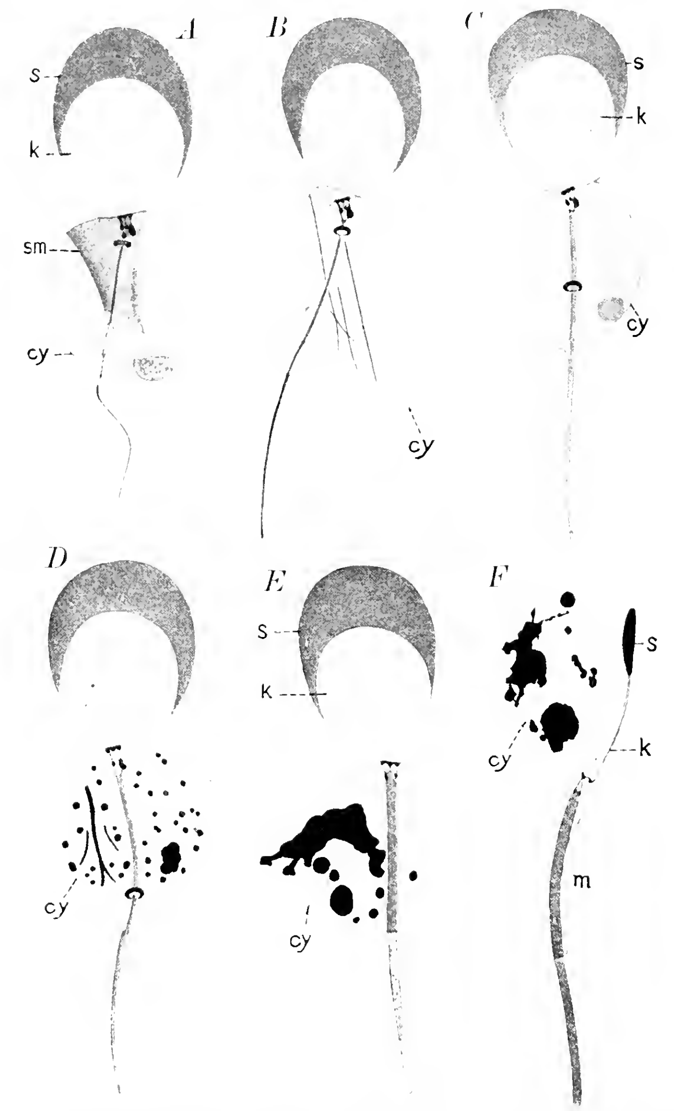


Fig. 308. Spermatiden von Cavia cobaya, in späteren Stadien der Ausbildung; in *A—E* ist der Kopf von der Fläche, in *F* von der Kante gesehen (nach Meves).

m Mittelstück, die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 306 u. 307.

sonders deutlich hervortritt, aber auch bei denen anderer Thiere gefunden wird, ist das Abwerfen sehr ansehnlicher Theile des Cytoplasmas, die für die Ausbildung des Samenfadens keine Verwendung

mehr finden. Das Cytoplasma kann sich zur Zeit, wenn sich die Kopfkappe auszubilden beginnt, in eine breite Ansammlung am Hinterende des Kernes zurückziehen (Fig. 307 *E* u. *F*). Man hat schon jetzt den Eindruck, als ob nicht diese gesammte Protoplasmamasse beim Aufbau des Schwanzfadens Verwendung finden würde, und thatsächlich soll der grösste Theil dieses Cytoplasmas, welcher zur Zeit noch die Schwanzmanschette und den chromatoiden Körper enthält, später abgeschnürt werden. Vorher schon machen sich darin Degenerationserscheinungen mit dem Auftreten kleinerer und grösserer stark färbbarer Substanzen geltend; die Form der Protoplasmamasse selbst wird unregelmässig, schliesslich hängt sie nur noch durch eine schmale Brücke mit dem Mittelstück zusammen, um sich am Ende ganz von diesem abzulösen (Fig. 308 *A—F*).

Es wird also in diesem Fall nicht der gesammte Zellkörper zum Aufbau des Spermatozoons verwendet, sondern ein Theil des Cytoplasmas wird abgestossen. Diese Protoplasmareste bilden jene schon früher erwähnte Schicht unter den im Lumen des Hodencanälchens neben einander aufgestellten Samenfäden (Fig. 296 *A* p. 494).

In ganz ähnlicher Weise, wie es hier für die Säugethiere und vorher für die Amphibien und Selachier dargestellt wurde, scheint die Ausbildung der Spermatozoen auch bei den Reptilien und Vögeln zu erfolgen (Benda), so dass man nach dem bisherigen Stand unserer Kenntnisse diesen Vorgängen für die Wirbelthiere allgemeine Geltung zuschreiben darf. Wir werden aber noch eine Reihe von Beobachtungen mitzutheilen haben, aus denen hervorgeht, dass ihre Giltigkeit sich noch weiter, d. h. auch auf die wirbellosen Thiere erstreckt.

C. Die Ausbildung der Spermatozoen bei verschiedenen Evertebraten.

Den Grund, welcher uns dazu veranlasste, für die Vorgänge der Ausbildung der Spermatozoen die Wirbelthiere vorauszuschicken, deuteten wir bereits an; er besteht darin, dass eine Reihe von Autoren mit Hilfe der modernen Technik zu sehr übereinstimmenden Ergebnissen über diese Vorgänge bei der Spermatogenese der Wirbelthiere gelangte. Ausserdem stehen diese Resultate mit den bei der Befruchtung beobachteten Vorgängen im Einklang und lassen sich allem Anschein nach auch mit der grossen Menge von Angaben in eine gewisse Uebereinstimmung bringen, welche über die Spermatogenese der wirbellosen Thiere und die Ausbildung der Samenfäden bei diesen gemacht worden sind. Leider ist man bei den wirbellosen Thieren von dieser wenigstens vorläufig für die Vertebraten erzielten Harmonie der Untersuchungsergebnisse noch recht weit entfernt, was sich theilweise durch die hier herrschende grössere Mannigfaltigkeit, zum Theil aber wohl durch die nicht mit genügenden technischen Hilfsmitteln ausgeführten Untersuchungen erklären lässt. Wo diese in geeigneter Weise angewendet wurden, scheint es, als ob eine weit gehende Uebereinstimmung mit den für die Wirbelthiere geschilderten Vorgängen erzielt werden würde.

1. Die Ausbildung der Spermatozoen bei den Gastropoden.

Wir lassen eine auf die Ausbildung der Spermatozoen bei den Gastropoden bezügliche Darstellung vorausgehen, weil sich bei ihnen unter Anwendung einer geeigneten Technik thatsächlich eine recht weit gehende Uebereinstimmung mit den Verhältnissen bei den Wirbelthieren herausgestellt hat. Es betrifft dies die Spermatogenese von Helix und einiger anderer Gastropoden. Wenn auch im Einzelnen gewisse Abweichungen von jenen Vorgängen bei den Vertebraten vorhanden sind, so verlaufen sie jedoch in den Hauptzügen ausserordentlich gleichartig (Godlewski 1897, Benda 1898, v. Korff 1899, Nusbaum 1900).

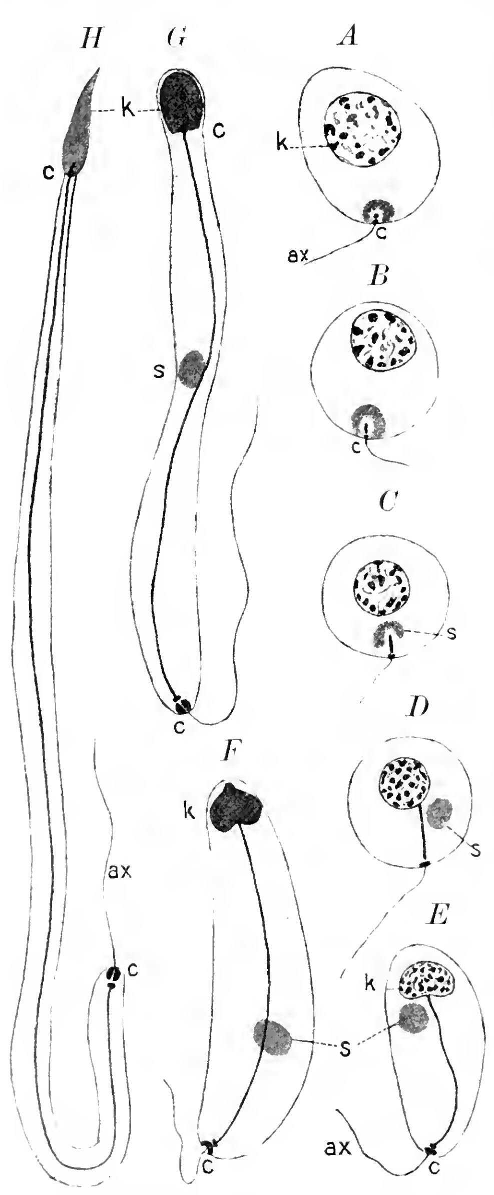


Fig. 309. Spermatiden von *Helix pomatia*, in verschiedenen Stadien der Ausbildung (nach v. Korff).
ax Axenfaden, *c* Centrosoma, *k* Kern, *s* Sphäre.

Nach der vollzogenen zweiten Reifungstheilung zeigen die jungen Samenzellen ganz ähnlich, wie es oben für die niederen und höheren Wirbelthiere beschrieben wurde (Fig. 299 u. 307), die Centrosome in randständiger Lagerung (Fig. 309 *A*), wobei höchstens als auffällig zu bemerken ist, dass anstatt der gewöhnlichen zwei Centralkörper deren drei vorhanden sein können. Sehr bald stellt sich aber auch hier das gewöhnliche Bild her, indem nur noch zwei radial hinter einander gelegene Centrosome dicht an der Begrenzung der Zelle liegen, die von einer Sphäre umgeben sind (Fig. 309 *A*). Von dem äusseren (distalen) Centralkörper geht jetzt bereits ein sehr zarter Faden, die erste Anlage des Axenfadens, aus. Das nach innen gelegene (proximale) Centrosom verlängert sich zu einem Stäbchen, welches immer weiter gegen den Kern hin

auswächst (Fig. 309 *B—D*). Im Ganzen übereinstimmend verhalten sich die Centrosome ebenfalls bei anderen Gastropoden, z. B. bei Paludina (Fig. 314 *F—K* p. 520). Ueberhaupt vollzieht sich dieser Vorgang offenbar auch bei den Spermatiden anderer Thiere in ganz ähnlicher Weise; um nur ein Beispiel zu nennen, erinnern wir an das von J. Wagner (1896) geschilderte Verhalten der Spermatiden verschiedener Araneinen, bei denen man den Axenfaden zunächst als kurzes feines Fädchen, später als längeren Faden aus der Zelle heraus ragen sieht, doch erreicht derselbe mit seinem proximalen Ende den Kern nicht, sondern dieses liegt frei im Cytoplasma. Erst später erfolgt die Annäherung und Vereinigung mit dem Kern. Aehnliches konnte Tönniges (1901) für die Myriopoden feststellen (vgl. p. 526).

Durch das vorher erwähnte Auswachsen des proximalen Centrosomas wird auch die Sphäre zunächst gegen den Kern gedrängt, später lagert sie sich ganz unabhängig von den Centrosomen neben das Stäbchen bezw. den Kern. Das Stäbchen ist unterdessen mit der Kernmembran in Verbindung getreten (Fig. 309 *D*), später bildet sich hier eine knöpfchenartige Verdickung und an ihr eine in den Kern hinein ragende stiftartige Verlängerung (Fig. 309 *F—H*). Noch vor diesen Veränderungen hat auch das distale Centrosoma eine solche erfahren; während das proximale Centrosoma in die Länge wächst, verbreitert sich das distale und wird zu einem Scheibchen (Fig. 309 *B—E*) und später, indem dieses eine centrale Durchbohrung erfährt, zu einem Ring, wie wir ihn bereits bei der Ausbildung der Wirbelthierspermatozoen kennen lernten (Fig. 299—304 p. 498 ff.). Der Ring liegt an der Zellperipherie, und der Schwanzfaden ragt aus ihm hervor (Fig. 309 *F* u. *G*). Ob das kleine Korn, welches vor dem Ring auftritt, ebenfalls vom distalen Centralkörper herrührt, wie vermuthet wird, liess sich bisher nicht mit Sicherheit feststellen.

Sehr auffällig ist das ausserordentlich bedeutende Längenwachsthum des aus dem proximalen Centrosoma hervorgegangenen Stäbchens (Fig. 309 *A—H*); die Verlängerung ist so beträchtlich, dass dieser im Vergleich mit anderen Spermatozoen als Mittelstück zu bezeichnende Bestandtheil zunächst den bei weitem grösseren Abschnitt des Spermatozoons ausmacht und der eigentliche Schwanzfaden nur als ein ziemlich kurzes Anhängsel an ihm gefunden wird. Das zum Ring umgewandelte distale Centrosoma erfuhr dadurch naturgemäss ebenfalls eine ganz erhebliche Verlagerung (Fig. 309 *H*). Wie von einer Verlängerung des (proximalen) Centralkörperstäbchens könnte auch von einem Hingleiten des (distalen) Centralkörperringes am Axenfaden gesprochen werden, doch müsste dann allerdings ein gleichzeitiges Längenwachsthum des letzteren stattfinden.

Die geschilderten Vorgänge waren naturgemäss mit einer starken Verlängerung der ganzen Zelle verbunden; dem peripher gelegenen distalen Centrosoma folgt das Cytoplasma nach und bildet dementsprechend eine voluminöse Hülle um den centrosomalen Theil, später erfährt der Cytoplasmakörper eine wesentliche Volumabnahme. Durch Verdichtung und besonders durch Zusammenlagerung der im Cytoplasma sehr zahlreich enthaltenen Granulationen kommt der bleibende Mantel des Mittelstücks zu Stande, welcher eine streifige und bei anderen Gastropoden eine spiralige Beschaffenheit zeigen kann. Uebrigens kann vom Cytoplasma aus auch ein spiralig gewundener Faden entstehen, welcher mit dem dann ebenfalls spiralig

gewundenen centrosomalen Faden durchflochten erscheint (so z. B. bei Planorbis nach BENDA). Für Paludina hat MEVES in seiner schon mehrfach erwähnten Arbeit über den Nebenkern festgestellt, dass jene Granulationen des Cytoplasmas (Mitochondrien) ein sehr regelmässiges Verhalten zeigen. Anfangs ziemlich regellos zerstreut, ordnen sie sich später in Form von Ringen an, welche sich bei der Theilung der Spermatocyten in die Länge ziehen und ebenfalls mit zertheilt werden (Fig. 314 *A—E* p. 520). Aus ihnen geht der Nebenkern (Mitochondrienkörper) hervor, welcher den centrosomatischen Theil des Mittelstücks umgibt und auf diese Weise dessen Mantel bildet (Fig. 314 *F—K*); letzterer erscheint in Folge seiner Entstehung aus vier Mitochondrienbläschen (Fig. 314 *G*), auf welche die vorher weit grössere Zahl derselben sich schliesslich reducirt hatte, im Querschnitt viertheilig.

Was den Kern anbetrifft, so macht derselbe auch bei diesen Formen jene bekannte Verdichtung und Condensation seiner chromatischen Bestandtheile durch und wandelt sich auf diese Weise wie durch die betreffenden Formveränderungen zum Kopf des Spermatozoons um (Fig. 309 *D—H*).

Aus dieser Darstellung ergibt sich ohne Weiteres, dass die Ausbildung der Spermatozoen bei den Gastropoden thatsächlich eine grosse Uebereinstimmung mit den Verhältnissen bei den Wirbelthieren zeigt. Die Umwandlung des Kerns zum Kopf, das Auftreten zweier Centrosome und die eigenartige Ausbildung derselben als Centraltheil des Verbindungsstücks und Ringkorns, das Auftreten des Axenfadens und die Verwendung des Cytoplasmas, alle diese Vorgänge sind im Grunde so übereinstimmend, dass man auf weitere, vielleicht sogar eine allgemeine Geltung derselben in den anderen Abtheilungen des Thierreichs zu schliessen geneigt ist, wobei natürlich Modificationen im Einzelnen nicht als ausgeschlossen betrachtet werden können.

Ein Unterschied gegenüber den für einige Wirbelthiere geschilderten Vorgängen tritt uns auch schon bei Helix entgegen, nämlich im Verhalten der Sphäre. In jenen Fällen sahen wir das als Sphäre bezeichnete Gebilde sich in das Spitzenstück umwandeln (Fig. 299—304 u. 306—308), bei Helix tritt in der Umgebung der Centrosome eine besonders differenzirte Parthie des Cytoplasmas auf, von der aus in frühen Stadien eine Strahlung über einen grossen Theil des Cytoplasmas sich erstreckt und die jedenfalls als Sphäre angesprochen werden kann. Wir hörten bereits, dass dieses Gebilde mit dem Auswachsen des proximalen Centrosomas verlagert wird und zunächst neben dem Kern liegen bleibt (Fig. 309 *C—E*). Später beim Auswachsen des Cytoplasmas wird die Sphäre verschoben und scheint dann allmälig zu schwinden (Fig. 309 *F* u. *G*), ohne dass sie in irgend einer bemerkenswerthen Weise am Aufbau des Spermatozoons theil nähme, jedenfalls gelangt sie nicht an die Spitze des Kopfes.

Ein solches Verhalten der Sphäre würde demjenigen des mit dem gleichen Namen belegten Zellorgans entsprechen, welches bei der Zelltheilung als Differenzirung des Cytoplasmas auftritt, dann schwindet, um später abermals wieder hervorzutreten. Daher liegt die Vermuthung nahe, dass jenes als Sphäre bezeichnete Gebilde, welches bei den Spermatozoen gewisser Thiere (p. 501 u. 510) das Spitzenstück liefert, schon in einer ganz bestimmten Weise, entsprechend seiner späteren Bedeutung am Spermatozoenkopf, specialisirt und von einer Sphäre im eigentlichen Sinne bereits recht verschieden ist (VON LENHOSSEK).

Bekanntermaassen ist man über den Begriff der Sphäre, ihren Ursprung

und ihre Bedeutung auch in cytologischer Hinsicht nicht völlig im Klaren, bezüglich desjenigen Gebildes aber, welches man bei der Spermatogenese mit diesem Namen belegt, liegen die Dinge in so fern noch weit schwieriger, als man die Sphäre mit anderen in den Samenzellen auftretenden Bildungen, besonders mit dem sog. Nebenkern vielfach zusammen geworfen hat.

2. Der Nebenkern der Samenzellen.

Der Nebenkern, d. h. das Auftreten eines oder mehrerer, in ihrer Entstehung und Bedeutung zumeist noch nicht genügend aufgeklärten Gebilde in den Samenzellen zeigt in der Spermatogenese eine weite Verbreitung und ist ungefähr in allen Abtheilungen, deren Samenbildung genauer untersucht wurde, aufgefunden worden; so hat man den Nebenkern der Samenbildungszellen bei Cölenteraten, Würmern, Echinodermen, Arthropoden, Mollusken, Bryozoen beobachtet, und auch bei den Vertebraten sind Bildungen ähnlicher Natur beschrieben worden.

Während die Sphäre im Zusammenhang mit den Centrosomen entsteht und dieser Zusammenhang, wo er nicht mehr vorhanden ist, jedenfalls erst später aufgegeben wurde, kommt dem sog. Nebenkern eine ganz andere und zwar, wie es scheint, in den einzelnen Fällen recht verschiedenartige Bildungsweise zu, woraus sich bereits ergibt, dass es verschiedene Dinge sein müssen, welche als „Nebenkern" bezeichnet werden. Als hauptsächlichste Entstehungsweisen des „Nebenkerns" im weiteren Sinne sind anzunehmen:

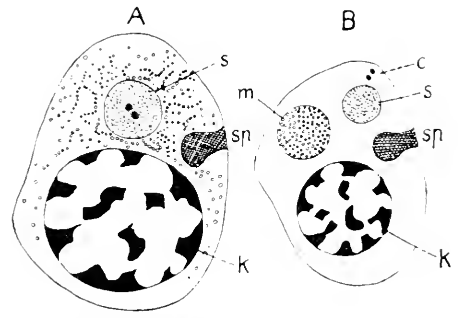


Fig. 310. *A* u. *B* Spermatogonie und Spermatide in schematisirter Darstellung (nach Meves).
c Centrosome, *k* Kern, *m* Mitochondrien und Mitochondrienkörper, *s* Sphäre (Idiozom), *sp* Spindelrestkörper.

1) Die Entstehung aus Resten der Spindel- oder Verbindungsfasern (Mitosoma von Platner).

2) Die Differenzirung aus dem Cytoplasma durch Verdichtung einer bestimmten Parthie desselben.

3) Die Herkunft aus dem Kerninnern durch Abgabe chromatoider Bestandtheile des Kerns.

Hierzu würde noch kommen, dass man besonders früher, als die bei der Karyokinese sich abspielenden Vorgänge noch nicht genauer bekannt waren, in einer Reihe von Fällen die Sphäre (das Idiozom von Meves) als Nebenkern beschrieben hat, eine Verwechslung, welche allem Anschein nach auch in den neueren Arbeiten über Spermatogenese nicht ausgeschlossen ist.

1) Als „echten Nebenkern" hat man dasjenige Gebilde bezeichnet, welches nach vollzogener Theilung der Samenzellen aus den Resten der Spindel- oder Verbindungsfasern hervorgeht (Fig. 310 *A* u. *B*, *sp*). Dieses von Platner mit dem Namen Mitosoma belegte Gebilde kann in jeder der beiden durch Theilung aus einander entstandenen Zellen erhalten bleiben (Fig. 299 p. 498); die anfänglich vorhandene Faserung

geht verloren, die Gestalt wird regelmässig und abgerundet, so dass das einigermaassen kernartige Aussehen zu Stande kommt, welches den Namen veranlasst hat. Derartig entstandene Nebenkerne sind z. B. bei den Anneliden, Echinodermen und Insecten beobachtet worden (Calkins 1895, v. Erlanger 1896/97, Field 1895, Pictet 1891, Platner 1889, Henking 1891, Wilcox 1895/96, Toyama 1894, Paulmier 1899 u. A.).

Ausser den Spindelfasern können sich auch Granulationen des Cytoplasmas an der Bildung des Nebenkerns betheiligen (so bei Pyrrhocoris und Anasa nach Henking 1891 u. Paulmier 1899), welches Verhalten bereits zu jenen Nebenkernen hinüberführen würde, die aus den sog. Mitochondrien des Cytoplasmas ihren Ursprung nehmen (vgl. unten p. 519). — Ganz ähnlich wie wir dies von dem auf andere Weise entstandenen Nebenkern sogleich sehen werden, soll sich auch der aus den Spindelfasern entstandene Nebenkern hinter dem Kern anlagern und hier zur Umhüllung des Axenfadens an dessen Basaltheil bezw. zur Bildung des Mittelstücks beitragen, wie dies wiederholt, z. B. von Platner und neuerdings noch wieder von Paulmier, beschrieben wurde. Ausserdem könnte dieser Nebenkern aber auch das Spitzenstück liefern, so bei Pyrrhocoris und Anasa (nach Henking u. Paulmier).

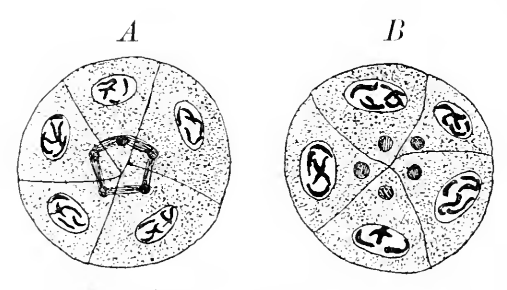


Fig. 311. Gruppen von Spermatocyten *A* mit den Verbindungsfasern, *B* mit Nebenkernen (Mitosoma) von Caloptenus italicus (nach Henneguy).

Hierbei ist eine den Samenzellen mancher Thiere eigenthümliche Erscheinung zu erwähnen, die darin besteht, dass die Verbindungsfasern zwischen zwei Zellen auch nach der vollzogenen Theilung noch längere Zeit erhalten bleiben. Auf diese Weise erscheinen dann nicht zwei, sondern ganze Gruppen von Zellen durch verbindende Stränge, die sog. „Zellkoppeln“ vereinigt (Fig. 313), wie dies vor Allem bei den Gastropoden beobachtet wurde (Zimmermann 1891, Bolles Lee 1899), aber auch bei anderen Thieren, so bei Lumbricus wie bei den Spinnen und verschiedenen Insecten vorkommt (v. Erlanger 1897, Henking 1891, Henneguy 1896, J. Wagner 1896). In dieser Beziehung ist ein von Henneguy beschriebenes Vorkommniss besonders lehrreich, welches eine Anzahl Spermatocyten von Caloptenus durch die Spindelreste verbunden (Fig. 311 *A*) und nach dem später erfolgenden Schwinden der Faserzüge an ihrer Stelle den daraus hervorgegangenen Nebenkern zeigt (Fig. 311 *B*).

Bei den Spinnen weichen die durch den Spindelrest verknüpften Zellen weiter aus einander (Fig. 312 *A*); zwischen ihnen erkennt man noch die Verbindungsfasern und den sog. Zwischenkörper; so kommen Ketten von vier Zellen (Spermatiden) zu Stande (Fig. 312 *C* u. *D*), deren Zusammengehörigkeit und Abstammung von einer Spermatocyte auf diese Weise ganz von selbst erläutert wird. Aus diesen Zellbrücken bilden sich bei den Spinnen die bereits früher (p. 477) erwähnten Verbindungskörper heraus (Fig. 312 *A* u. *D*), die, wie man aus Fig. 312 *A* erkennt, ziemlich isolirt an der Zelle liegen können.

Eine noch eigenthümlichere Verbindung stellen die erwähnten „Zellkoppeln“ der Gastropoden zwischen den Samenzellen her, indem sie sich als schmale gefaserte Stränge zwischen den unter Umständen ziemlich weit von einander abliegenden Spermatocyten ausspannen, wie das aus Fig. 313, aber noch deutlicher aus anderen von BOLLES LEE mitgetheilten Figuren zu ersehen ist.

2) Während man in der bei Weitem grösseren Mehrzahl der Fälle den Nebenkern auf Bestandtheile der Kernspindel zurück führte, fehlte es auch nicht an solchen Beobachtungen, welche ihn ohne Zusammenhang mit der karyokinetischen Figur direct vom Cytoplasma herleiteten (Fig. 314 *A* u. *B*). Es handelt sich da besonders um Granulationen, welche, in einem grösseren oder kleineren Bezirk der Zelle vertheilt, sich zu einem compakteren, nunmehr als Nebenkern bezeichneten Gebilde zusammenhäufen (v. LA VALETTE, BENDA). In einer soeben erschienenen Arbeit sieht MEVES diese Art der Bildung

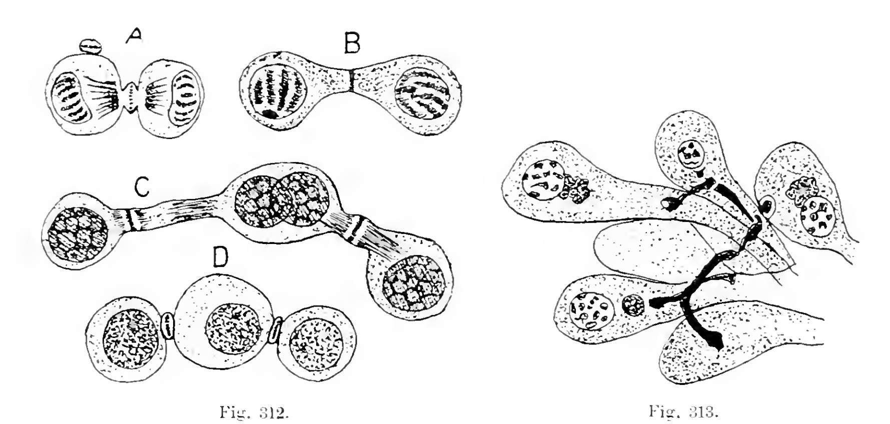


Fig. 312. Fig. 313.

Fig. 312. Spermatocyten von Agalena, nach vollzogener Theilung noch durch die „Verbindungskörper“ zusammengehalten (nach J. WAGNER).

Fig. 313. Eine Gruppe durch „Zellkoppeln“ verbundener Spermatocyten von Helix pomatia (nach BOLLES LEE).

des Nebenkerns für besonders characteristisch an und erklärt seinerseits das so entstandene Gebilde für den „echten Nebenkern“, während er den bisher von den Spindelfasern hergeleiteten Nebenkernen nicht die Bedeutung zuerkennt, die man ihnen gewöhnlich beilegte. Da MEVES die Entstehung des Nebenkerns (bei Paludina und Phalera bucephala) sehr genau verfolgte und dessen Bedeutung gegenüber der Sphäre (dem Idiozoom) und dem Spindelfaserrest eingehend erwägt, so möchten wir auf diese neu vorliegenden Ergebnisse noch etwas ausführlicher zu sprechen kommen.

In den Spermatogonien von Paludina befinden sich neben dem Idiozom sehr kleine, als Mitochondrien bezeichnete Körnchen, welche bei den Vorbereitungen der Zelle zur Theilung deutlicher werden und sich fadenartig zu Ringen anordnen (Fig. 314 *A*—*C*). Letztere nehmen in der Umgebung der Kernspindel eine einigermaassen regelmässige Lagerung ein, so dass die Ringe bei der Theilung in die Länge gedehnt und mit zertheilt werden (Fig. 314 *D* u. *E*). In den Spermatocyten finden sich also die Mitochondrienringe ebenfalls vor.

und in den Spermatiden sieht man sie sich mehr zusammenhäufen (Fig. 314 *E—G*). Dies geschieht an der Basis des schon gebildeten Axenfadens in der Umgebung des Centrosomas, worauf eine noch stärkere Concentration (Fig. 314 *H*) und sodann eine Längsstreckung des so entstandenen compakteren Mitochondrienkörpers, des Nebenkerns, erfolgt, welche letztere mit seiner Betheiligung an der Bildung des Mittelstücks zusammenhängt (Fig. 314 *H—K*).

Bei einer völlig abweichenden Thierart, einem Schmetterling, Phalera bucephala, konnte MEVES im Ganzen Aehnliches feststellen, nämlich

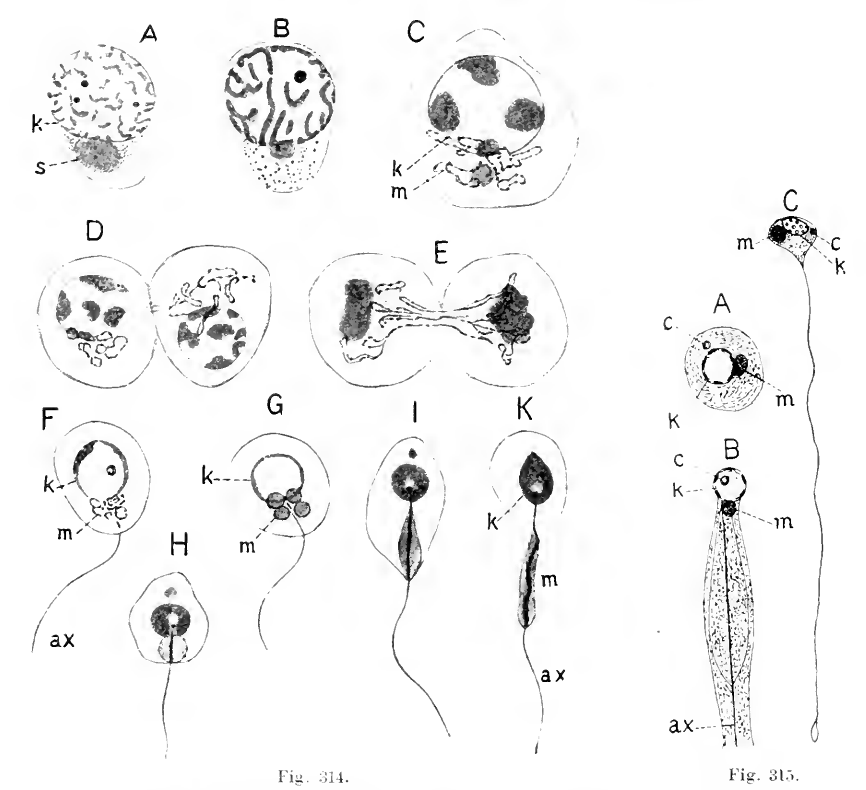


Fig. 314. *A—K* Spermatocyten und Spermatiden der haarförmigen Spermatozoen von Paludina vivipara (nach MEVES).

ax Axenfaden mit Centrosoma, *k* Kern, *m* Mitochondrien und Mitochondrienkörper (Nebenkern), *s* Sphäre (Idiozom).

Fig. 315. *A* u. *B* Spermatiden, *A* u. *B* von Pygaera bucephala in verschiedenen Stadien der Ausbildung (nach PLATNER), *C* von Sphaerechinus granularis (nach G. W. FIELD).

ax Axenfaden, *c* Centrosoma (? wohl eher Sphäre!), *k* Kern, *m* Mitosoma (Nebenkern).

die Bildung eines loseren Mitochondrienkörpers aus den im Cytoplasma vertheilten Körnchen (Fig. 300 p. 499), sowie die Theilung dieses Körpers und die Anlagerung des „Nebenkerns" an die Basis des Axenfadens (Fig. 315 *B*).

Aus dem letzteren Verhalten (Fig. 315 *B* u. *C*) ergibt sich, dass der Nebenkern sehr lange erhalten bleiben kann. Da wir ihn einerseits in bereits lang gestreckten Spermatiden und andererseits in

Spermatocyten und Spermatogonien fanden, so erscheint er demnach als ein recht constantes Gebilde, womit freilich nicht ausgesprochen werden soll, dass er ein unerlässlicher Bestandtheil der Samenbildungszellen im Allgemeinen wäre.

Die Function des Nebenkerns, nämlich seine Betheiligung an der Bildung des Mittelstücks wurde schon berührt; dass cytoplasmatische Substanz an dessen Aufbau in Form von Körnern und einer Anordnung in spiraligen Rändern Theil nähme, war auch schon früher (besonders von BENDA) angegeben worden (vgl. p. 505 u. 515); die Herkunft des Nebenkerns und die Lage, welche er im ausreifenden Spermatozoon annimmt (Fig. 314 *H* u. 315 *B*), macht eine solche Verwendung wahrscheinlich.

Uebrigens hat man auch denjenigen Nebenkern, welcher von den Spindelfasern hergeleitet wird (das Mitosoma), zur Bildung des Axenfadens in Beziehung gesetzt (so bei Caloptenus nach WILCOX), ohne freilich den thatsächlichen Nachweis dafür liefern zu können. Von vornherein liess sich eine solche Beziehung nicht von der Hand weisen, aber die Wahrscheinlichkeit ist grösser, dass der Axenfaden auch hier vom Centrosoma ausgeht und der Nebenkern nur an der Bildung seiner Umhüllung Theil nimmt.

Es ist sicher, dass zwischen den verschiedenartigen „Nebenkernen" häufig Verwechslungen vorgekommen sind, und dass man z. B. den früher vorhandenen Spindelrestkörper mit dem später entstandenen Mitochondrienkörper, dessen Ursprung man nicht verfolgt hatte, identificirte. Solche Verwechslungen ereigneten sich aber auch zwischen Nebenkern und Sphäre, so dass nicht nur von einer Betheiligung des Nebenkerns an der Bildung des Mittelstücks, sondern auch des Akrosoma die Rede ist (so bei Paludina nach AUERBACH, bei verschiedenen Gastropoden und Insecten nach PLATNER u. HENKING).

Wo Nebenkern und Sphäre in derselben Zelle vorkommen, wie dies bei den Insecten, speciell bei Phyllodromia der Fall sein kann, lassen sich beide Gebilde leichter auseinander halten, obwohl auch hier durch zeitweises Schwinden des einen und späteres Auftreten des anderen eine Verwechslung beider nicht ausgeschlossen ist. Diejenigen „Nebenkerne", welche eigenthümliche, stäbchenartige Körper in sich beherbergen und auch mit einer Cytoplasma-Strahlung verbunden sein können, wie sie besonders bei den Gastropoden beschrieben worden sind (PLATNER, BOLLES LEE, MURRAY u. A.), wird man mehr oder weniger direct mit den Centrosomen in Beziehung zu bringen und sie den weiter oben kurzweg als „Sphären" bezeichneten Gebilden beizufügen haben.

Jedenfalls ist der Gegenstand auch hiermit noch bei weitem nicht erschöpft, doch können wir uns nicht noch näher darauf einlassen; eine eingehende Behandlung desselben ist übrigens ganz neuerdings in der oben erwähnten Arbeit von MEVES (1900) gegeben worden, nachdem sich vorher schon CALKINS (1895), VON ERLANGER (1897), PAULMIER (1899) ausführlich mit der Bedeutung des Nebenkerns für die Samenbildungszellen beschäftigten. MEVES schreibt nur dem aus den Mitochondrien entstandenem (seinem echten) Nebenkern eine höhere Bedeutung zu, und wenn man bedenkt, dass es sich bei den übrigen Nebenkernen (von den Sphären natürlich abgesehen) nur um Reste der bei der Zelltheilung verwendeten Substanzen handelt, so wird man nicht abgeneigt

sein, ihm beizupflichten. Von dieser Art „Nebenkernen“ müsste man dann annehmen, dass sie bedeutungslos zu Grunde gehen, wobei nur auffällt, dass dies nicht ohne Weiteres geschieht, sondern erst aus diesen Resten der achromatischen Substanz die Neubildung eines abgerundeten Nebenkerns zu Stande kommt.

So viel wir sehen können, scheinen beide Arten Zellorgane, nämlich Mitochondrienkörper und Mitosoma (Spindelrestkörper), nie klar ausgeprägt (auch zeitlich) neben einander vorzukommen, so dass es schon aus diesem Grunde schwer ist, über Ursprung und Schicksal des „Nebenkerns“ vollkommen Sicheres auszusagen.

3) Nur kurz zu erwähnen, weil jedenfalls recht problematischer Natur, und kaum von einer besonderen Bedeutung sind diejenigen Gebilde, welche gelegentlich neben dem Kern der Samenbildungszellen gefunden werden und ihren Ursprung auf ihn zurück leiten. Es handelt sich da hauptsächlich um stark färbbare Gebilde, welche ausserhalb des Kerns im Cytoplasma vorkommen, ähnlich den früher erwähnten chromatoiden Nebenkörpern (Fig. 306 u. 307 p. 509 ff.). In Folge ihres intensiven Färbungsvermögens zeigen dieselben von vornherein eine gewisse Aehnlichkeit mit Nucleolen, und ihre Zurückführung auf solche liegt insofern sehr nahe.

Unwillkürlich wird man durch den Nebenkern der Samenzellen an den Dotterkern der Oocyten erinnert (p. 263); bei ihm hat man es ebenfalls mit einem ausser dem Kern in der Zelle vorhandenen Organ zu thun, dessen Ursprung und Bedeutung wie diejenige des Nebenkerns in vielen Fällen noch nicht genügend klar gestellt ist. Unzweifelhaft handelt es sich auch beim Dotterkern unter Umständen um eine Verwechslung mit der Sphäre, in andern Fällen hat man es ebenso zweifellos mit einem besonderen Zellorgan zu thun. Es weisen also sowohl die männlichen wie die weiblichen Keimzellen ausser dem Kern und den Centrosomen, sowie der Sphäre noch besondere Zellorgane auf, Nebenkern und Dotterkern, welche, abgesehen von denen, die nichts weiter als einen Restbestandtheil früherer Zellorgane darstellen, entweder nur eine gewisse Zeit functioniren und dann verschwinden, oder aber schliesslich in bestimmte Theile der ausgebildeten Geschlechtszelle übergeführt werden.

3. Ueber die Beziehungen der Hauptparthien des Spermatozoons zu denen der Spermatide.

An die Besprechung der Herkunft und Bedeutung des Nebenkerns lässt sich eine Reihe anderer Fragen anschliessen, die sich auf die Entstehung der einzelnen Bestandtheile der Spermatozoen bei verschiedenen wirbellosen Thieren beziehen und, wie schon oben bemerkt wurde, grössten Theils noch recht zweifelhafter Natur sind.

Es wurden bereits (bei Besprechung des Nebenkerns) einige Angaben erwähnt, welche das Spitzenstück zum „Nebenkern“ in Beziehung bringen, doch gibt es über seine Herkunft noch eine ganze Anzahl anderer Lesarten.

Verschiedene Forscher erklären das Spitzenstück bei den von ihnen untersuchten Arten (Anneliden, Insecten) einfach für cytoplasmatischen Ursprungs (Jensen, Calkins, Wilcox), während es nach anderen

vom Kern aus gebildet werden soll, sei es durch eine eigenthümliche Umwandlung der Kernmembran (p. 501) oder durch Benutzung der achromatischen Theile des Kerns, wie dies z. B. WAGNER für die Spinnen darstellt, sei es durch Auswanderung von Nucleolen aus dem Kern und Anlagerung derselben an das vordere Kopfende (so bei Helix nach NUSBAUM).

Die Betheiligung der Sphäre an der Bildung des Spitzenstücks ist schon früher (p. 500, 510 u. 518) behandelt worden, und bekanntermaassen hat man bei einer Reihe von Formen auch das Centrosoma an die Spitze des Kopfes verlegt. Nach der Darstellung von G. W. FIELD, PLATNER, WILCOX, PRENANT u. JULIN sollte das Centrosoma bei verschiedenen Echinodermen, Insecten und einigen anderen Formen während der Spermatogenese vor dem Kopf nachweisbar sein und auch, soweit dies beobachtet werden konnte, nach dem Eindringen des Spermatozoons in das Ei an dieser Stelle wieder auftauchen. Diese Angaben fanden durch weitere Studien auf spermatogenetischem Gebiet keine Bestätigung, indem man nicht nur bei verschiedenen Wirbelthieren, sondern auch bei einigen, jenen Formen theilweise nahe stehenden Thierarten, so bei verschiedenen Insecten das Centrosoma hinter dem Kopf, also in einer dem Mittelstück entsprechenden Lagerung nachwies (WILCOX bei Caloptenus, TOYAMA bei Bombyx, v. ERLANGER bei Phyllodromia, CALKINS bei Lumbricus, PAULMIER bei Anasa, MEVES bei Paludina und Phalera), welche Beobachtungen dann durch diejenigen bei dem Befruchtungsvorgang eine feste Stütze fanden. Hier sah man das Centrosoma mit voller Sicherheit aus dem Mittelstück hervorgehen, wie später noch gezeigt werden soll (Cap. VI). Dieses selbst braucht durchaus nicht allein centrosomatischen Ursprungs zu sein, sondern kann in ähnlicher Weise, wie es bereits für verschiedene Vertebraten dargestellt wurde (p. 505), dadurch zu Stande kommen, dass um die vom Centrosoma herrührenden Gebilde mantelartig Theile des Cytoplasmas oder Mitochondrien angelagert werden, so auch bei verschiedenen Gastropoden und bei Phalera nach BENDA u. MEVES (p 515). In dem letzteren Fall würde also das Mittelstück ausser dem Centrosoma noch dem Nebenkern (Mitochondrienkörper) seinen Ursprung verdanken und von diesem, freilich von dem sog. Mitosoma, ist es auch sonst noch abgeleitet worden (bei Lepidopteren und Hemipteren von PLATNER, HENKING u. PAULMIER, vgl. oben p. 518 ff.).

Die vorstehenden Ausführungen lassen bereits erkennen, dass wie die Parthie vor dem Kopf, so auch die direct hinter ihm gelegene recht verschiedenartig aufgefasst worden ist, wie sich überhaupt die strittigen Fragen der Spermatogenese vor Allem auf die mit dem Kern (oder Kopf) in directer Verbindung stehenden Bestandtheile des Spermatozoons, besonders also auf das Mittelstück und das Akrosoma bezogen haben, zumal dann, als man die Centrosome genauer kennen lernte und annehmen durfte, dass sie auch in der Spermatogenese eine wichtige Rolle spielen.

Es wurde bereits früher (p. 499 u. 514) gezeigt, dass mit den Centrosomen das Auftreten des Axenfadens in enger Beziehung steht, andrerseits hat man die Entstehung desselben auch vielfach auf den Kern zurückgeführt, wie man das Centrosoma selbst gerade auch bei der Spermatogenese wiederholt und in mehr oder weniger überzeugender Weise aus dem Kern hervorgehen liess. Man sieht daraus, dass bei Behandlung der Spermatogenese eine Menge cytologischer Fragen auftaucht, deren Beantwortung entweder zur Zeit überhaupt noch nicht möglich ist oder doch nicht in

den Rahmen unserer hier zu lösenden Aufgabe gehört. Bei der grossen Unsicherheit vieler der bisher gemachten Angaben möchten wir uns daher nicht weiter auf eine Besprechung des Ursprungs der einzelnen Bestandtheile der Spermatozoen in den verschiedenen Abtheilungen der wirbellosen Thiere einlassen. Obwohl eine grosse Zahl eingehender und zum Theil recht werthvoller Arbeiten auf diesem Gebiet vorhanden ist, von denen wir viele bereits anführten und auf andere, die wir nicht eingehender berücksichtigen konnten, wie die von JENSEN, GILSON u. PLATNER, noch besonders hinweisen, hat es doch bis jetzt nicht gelingen wollen, eine gewisse Einheitlichkeit herbeizuführen. Kennzeichnend für die Mannigfaltigkeit vielleicht weniger der Vorgänge selbst, als der über sie herrschenden Anschauungen, sind die ausgedehnten Untersuchungen von GILSON über die Spermatogenese der Arthropoden. Hier handelt es sich nur um eine einzige Abtheilung, freilich um eine solche mit sehr verschiedenartig gestalteten Samenkörpern. Wenn in ihr schon so grosse Differenzen in der Bildung der Spermatozoen vorhanden sein sollen, wie erst in allen den verschiedenen Abtheilungen des Thierreichs! Dennoch wird man annehmen dürfen, dass die Verschiedenheiten in Wirklichkeit keine so weitgehenden sind, und die Untersuchungen der letzten Zeit eröffnen thatsächlich eine bessere Aussicht auf die Herstellung einer grösseren Uebereinstimmung der spermatogenetischen Vorgänge in den einzelnen Abtheilungen des Thierreichs, wie dies bereits früher hervorgehoben wurde und aus dem ersten Theil unserer Darstellung der Ausbildung des Spermatozoons hervorgeht. Als im Ganzen feststehend darf man *die Entstehung des Spermatozoenkopfes aus dem Kern, der Geissel aus dem Cytoplasma und auch des Mittelstückes oder doch gewisser Theile desselben aus den Centrosomen* betrachten; alle übrigen auf die Ausbildung der Spermatozoen bei den verschiedenen Evertebraten bezüglichen Angaben sind vorläufig noch als schwankend oder doch nicht als allgemein giltig anzusehen. Das hier als feststehend Bezeichnete gilt ebenfalls für die Wirbelthiere, und für sie darf man wohl noch die Entstehung des Spitzenstücks aus der Sphäre als von weiterer, vielleicht sogar allgemeiner Giltigkeit hinzufügen. Eine gewisse Vorsicht ist dabei freilich sowohl hinsichtlich der auf die Evertebraten wie Vertebraten bezüglichen Angaben noch geboten, da es vorläufig erst so wenige Formen sind, deren Spermatogenese man einigermaassen sicher kennt.

Wir wiesen schon verschiedentlich darauf hin, dass bei genauerer Durchforschung der Spermatogenese mit den Hilfsmitteln der modernen Technik höchst wahrscheinlich auch bei recht verschiedenartigen, d. h. systematisch weit von einander abstehenden Formen eine grössere Einheitlichkeit der Vorgänge festgestellt werden würde. Neuere Untersuchungen wie die von MEVES, BENDA, v. KORFF zeigten dies ja auch thatsächlich bereits für einige recht differente Objecte. Wir sind in der Lage, nach Untersuchungen von C. TÖNNIGES Aehnliches für ein Object anzugeben, für welches eine solche Uebereinstimmung vielleicht nicht von vornherein zu erwarten gewesen wäre, nämlich für einen *Myriopoden, Lithobius forficatus*. Die Spermatozoen der Myriopoden können sehr abweichende Gestaltungsverhältnisse aufweisen, wie schon früher (p. 454) gezeigt wurde. Einige von ihnen, wie besonders diejenigen der *Chilopoden*, sind fadenförmig gestaltet. Was nun die Spermatozoen von *Lithobius*

betrifft, so sollen sie nach GILSON zu denjenigen gehören, welchen im ausgebildeten Zustand der Kopf fehlt: der Kern sollte schwinden, und über das Verhalten des Mittelstücks bezw. der Centrosome bestand völliges Dunkel. Es musste von Interesse sein, gerade bei einer solchen Form die allmälige Ausbildung der Spermatide zum Spermatozoon zu verfolgen, und wir möchten deshalb als Abschluss unserer Betrachtung über die Spermatogenese der Evertebraten aus den noch nicht völlig beendeten Untersuchungen von TÖNNIGES wenigstens die Hauptpuncte mittheilen.

Nach der zweimaligen Spermatocyten-Theilung, auf welche wir

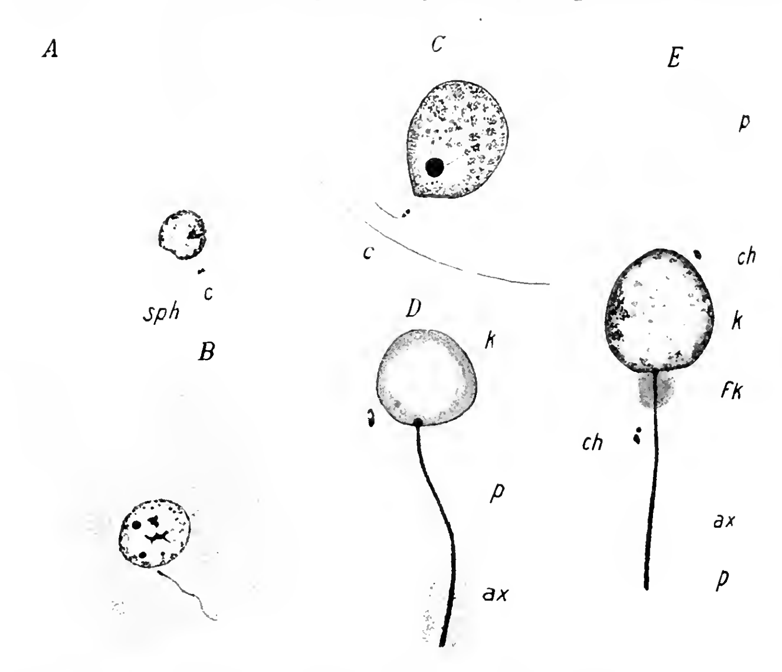


Fig. 316. Spermatiden in verschiedenen Stadien der Ausbildung von Lithobius forficatus (nach Untersuchungen von C. TÖNNIGES).
A Centrosome an die Zellperipherie gerückt, *B* u. *C* in Annäherung an den Kern, mit dem soeben zur Ausbildung gelangten Axenfaden, *D* in den Kern eingesenkt, *E* ebenso, Faserkorb in Bildung begriffen, im Cytoplasma chromatoide Körner.
ax Axenfaden, *c* Centrosome, *ch* chromatoide Körner, *fk* Faserkorb, *k* Kern, *p* Protoplasma, *sph* Sphäre.

hier nicht eingehen, strecken sich die Zellen zunächst ein wenig in die Länge, und der Kern nimmt eine excentrische Lage ein; das Centrosoma verlässt seine Stellung am Kern und rückt an die Peripherie der Zelle (Fig. 316 *A*). Dicht an diese angedrückt findet es sich als ein kleiner, sehr dunkel gefärbter, zweitheiliger Körper, dessen beide Hälften durch eine hellere Substanzbrücke verbunden sind. Die Sphäre, welche ursprünglich mit den Centrosomen in Verbindung stand und sodann den Zusammenhang mit ihnen verlor, legt sich dem Kern an und bleibt nunmehr dicht an ihm liegen (Fig. 316 *A*); in ihr tritt später ein Bläschen auf und zwar dann, wenn die sogleich noch zu erwähnende Verbindung des Axenfadens bezw. der Centro-

some mit dem Kern erfolgt ist. Um die weitere Umbildung der Sphäre gleich hier zu erledigen, sei erwähnt, dass sich später an dieser Stelle ihre Substanz zu einem, sich dunkel färbenden Körnchen verdichtet, welches mit der Spitze des zum Kopf gewordenen Kerns mittelst eines kurzen Stiels in Verbindung steht (Fig. 317 *C—M*). So bildet sich also das Spitzenstück; in Verbindung mit ihm tritt eine stark färbbare

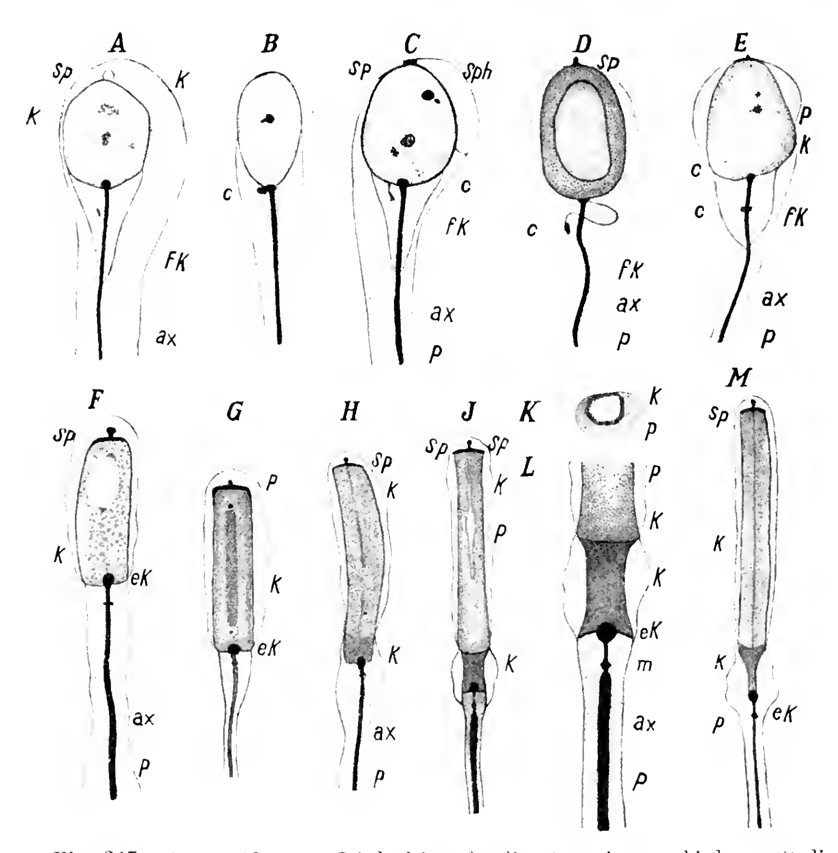


Fig. 317. Spermatiden von Lithobius forficatus, in verschiedenen Stadien ihrer früheren und späteren Ausbildung (nach Tönniges).

A—E mit Faserkorb, Differenzirung der Centrosome in Endknöpfchen und Ring, Länglichwerden des Kerns und dessen Sonderung in eine periphere und centrale Parthie, Bildung des Spitzenstücks; *F—M* Längsstreckung des Kerns zur Bildung des Kopfes, weitere Differenzirung desselben besonders im centralen Theil (*K*) und am hinteren Ende, weitere Ausbildung der Centrosome (Mittelstück) und des Spitzenstücks, Zurücktreten des Cytoplasmas, *K* Querschnitt durch die Kopfparthie in einem älteren Stadium der Ausbildung, der dichtere centrale Theil sichtbar.

ax Axenfaden, *c* Centrosome, *ek* Endknöpfchen, *fk* Faserkorb, *k* Kern (Kopf), *m* Mittelstück, *p* Protoplasma, *sp* Spitzenstück, *sph* Sphäre.

Substanz am Vorderende des Kerns auf, welche dieses wie eine dünne Kappe überdeckt (Fig. 317 *C—M*, Fig. 318 *A* u. *B*).

Wir kehren zu den Centrosomen zurück, deren weiteres Schicksal uns hier besonders interessirt; sie rücken bald wieder von der Peripherie ab (Fig. 316 *B* u. *C*), nehmen aber von ihr einen dünnen

Faden, den Axenfaden mit, der sich zuerst ganz dicht an sie anschmiegte und erst allmälig mit dem Weiterwandern der Centrosome von ihr ablöste. Am Kern beobachtete Tönniges häufiger, dass dieser dem heranrückenden Centrosoma eine hügelförmige Erhebung entgegen streckt (Fig. 316 *C*), später tritt an dieser Stelle gerade das Gegentheil ein, indem sich das Centrosoma hier in der von früher her bekannten Weise in den Kern einsenkt (Fig. 316 *D*). Unterdessen hat sich übrigens die Form der Zelle bedeutend verändert, indem sie sich in die Länge streckte und dadurch die für die Spermatiden späterer Stadien characteristische Gestalt allmälig annahm (*D* u. *E*).

In der Umgebung der Centrosome tritt eine eigenthümliche Differenzirung des Cytoplasmas auf (Fig. 316 *E*), welche anscheinend in einer Verdichtung desselben besteht und wohl mit dem von Meves und anderen Autoren freilich für ganz andere Formen, nämlich für die Säugethiere beschriebenen sog. Faserkorb (Schwanzmanschette) zu vergleichen ist (Fig. 306 u. 307 p. 509 ff.). Jedenfalls nimmt dieses Gebilde wie die „Schwanzmanschette" jener Formen bald eine faserige Structur an, unterscheidet sich jedoch von ihr dadurch, dass es nach hinten, gegen das Schwanzende zu, geschlossen erscheint, bezw. in eine Spitze ausläuft (Fig. 317 *A—E*), sowie weiterhin dadurch, dass die Fasern anfangs fast parallel dem Axenfaden verlaufen und erst auf einem späteren Stadium durch die noch zu erwähnende Drehung des Kopfes um seine Längsaxe jene beim Meerschweinchen beschriebene „windschiefe" Lagerung annehmen (Meves). Im Ganzen jedoch zeigt der hier beschriebene Faserkorb eine so grosse Aehnlichkeit mit jener „Schwanzmanschette", sowohl in der Lage, wie auch seiner Entstehung nach, dass man ihn für dasselbe Gebilde ansehen möchte: sogar Einzelheiten wie z. B. die Verdickungen am Ende der Fasern verhalten sich übereinstimmend.

Es scheint übrigens, als ob ähnliche Bildungen auch bei anderen Formen während der Spermatogenese vorkämen, wenigstens möchten wir ein von Paulmier für Anasa gegebenes Bild (Fig. 42 Taf. XIV, 1899) derartig deuten, obwohl der dem Kern anliegende Körper hier von Paulmier als Nebenkern angesprochen und die Streifung mit den Spindelfasern in Beziehung gebracht wird. Das Bild zeigt jedenfalls mit den bei Lithobius auftretenden eine sehr grosse Aehnlichkeit.

Während des Auftretens und der fortschreitenden Ausbildung des Faserkorbs hat der Kern eine längliche Form angenommen, und sein Inneres erfuhr eine Sonderung in einen centralen und peripheren Theil (Fig. 317 *A*, *B*, *D*), die auch in späteren Stadien noch kenntlich ist (*F* u. *G*).

Innerhalb des Faserkorbs vollzieht sich die weitere Umwandlung der Centrosome, und zwar besteht dieselbe zunächst darin, dass sich der distale Theil ablöst und in das Cytoplasma vorrückt, eine Zeit lang noch durch einen Faden mit dem anderen in Verbindung bleibend (Fig. 317 *B—D*); später legt er sich dem Axenfaden an und bildet einen Ring, der ziemlich nahe am proximalen Centrosoma liegt, welches letztere zum Endknöpfchen geworden ist (Fig. 317 *E—G*). Die kurze Strecke, deren Abgrenzung die beiden umgemodelten Centrosome bilden, fasst Tönniges mit Recht als Mittelstück auf. Dies ist deshalb besonders hervorzuheben, weil nach seiner Darstellung die hintere Parthie des jetzt schon bedeutend in die Länge gestreckten und somit zum Spermatozoenkopf gewordenen Kerns eine Differen-

zirung erfährt, die zu einer Verwechslung mit dem Mittelstück führen könnte: diese kurze Strecke erscheint homogener und stärker färbbar, verdichtet sich immer mehr und setzt sich scharf von dem übrigen Kopf ab (Fig. 317 *H—M*). Man würde geneigt sein, hier an das Mittelstück zu denken, aber TÖNNIGES betont ganz ausdrücklich, dass sich dies nicht so verhält, und seine hier wiedergegebene Darstellung scheint dies zu bestätigen (Fig. 317 *A—M*). Uebrigens ist die betreffende eigenartige Differenzirung des Kopfes vor dem Endknöpfchen auch in späteren Stadien noch wahrzunehmen (Fig. 318 *A* u. *B*).

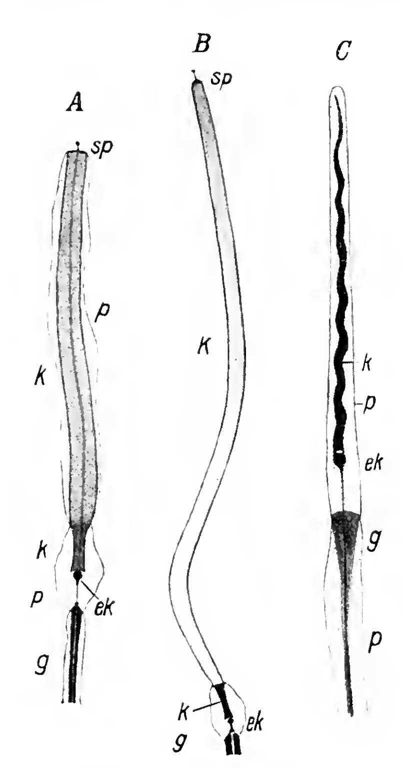


Fig. 318. Drei spätere Stadien der Ausbildung des Spermatozoons von Lithobius forficatus, weitere Längsstreckung des Kopfes und spiralige Drehung desselben (*C*), fortschreitende Ausbildung der einzelnen Theile (nach Untersuchungen von TÖNNIGES).

ek Endknöpfchen, *g* Geissel, *k* Kopf, *p* Protoplasma, *sp* Spitzenstück. In *C* wurde der vorderste Theil des Kopfes durch den Schnitt nicht getroffen.

Während der zuletzt geschilderten Vorgänge ist der Faserkorb allmälig geschwunden, ebenso die Sphäre (mit Ausnahme des Spitzenstücks) am Vorderende des Kerns, das Cytoplasma zieht sich vom Kern mehr nach hinten zurück, umgibt ihn aber doch noch vollständig (Fig. 317 *C—M* u. 318 *A* u. *C*). Der Kopf hat sich immer mehr verlängert, und seine centrale Parthie erfuhr eine Verdichtung zur schliesslichen Bildung eines feinen Fadens, welcher ihn in seiner ganzen Länge vom Endknöpfchen bis zum Spitzenstück durchzieht (Fig. 317 *H, K* u. *M*, Fig. 318 *A*). Eine solche Differenzirung des Kopfes in eine centrale Parthie und eine Rindenschicht, von welchen die erstere stabförmig den Kopf seiner ganzen Länge nach durchsetzt, ist auch von anderen Spermatozoen, z. B. denen der Coleopteren (Silpha, Morimus, Lamia durch BALLOWITZ) bekannt geworden. Die Substanz des Kopfes wird immer dichter und stärker färbbar, schliesslich beginnt der stabförmige Kopf sich (von hinten nach vorn fortschreitend) korkzieherartig zu winden (Fig. 318 *C*); der Axenfaden der Geissel erfährt am Vorderende ganz allmälig eine keulenförmige Verdickung, die sich nach vorn mit dem breiten Ende gegen das Mittelstück abgrenzt (Fig. 318 *C*). Diese keulenförmige Verbreiterung schwindet wieder, wodurch die Bestimmung des Mittelstücks in noch späteren Stadien und bei den reifen Samenfäden sehr erschwert wird. Im Axenfaden erkennt man noch eine besondere Differenzirung in Form einer feinen Faser (Fig. 318 *C*). Der Protoplasmamantel des Kopfes wird allmälig immer dünner und geht schliesslich ganz verloren.

Was die Differenz der vorliegenden Untersuchungen mit denen von GILSON anbetrifft, so glaubt TÖNNIGES, die Beobachtungen über das an-

scheinende Schwinden des Kopfes seien darauf zurückzuführen, dass thatsächlich im Hoden von Lithobius nicht nur Spermatogonien und Spermatocyten der Auflösung verfallen und zu Nährmaterial werden (vgl. p. 485), sondern auch häufig die Spermatiden eine solche Umwandlung und Degeneration erfahren; hierdurch könnten die erwähnten Angaben möglicher Weise zu erklären sein. Eine eingehende Darlegung dieser Anschauung wie seiner übrigen Befunde beabsichtigt Tönniges selbst zu geben.

Die von der Spermatogenese des Lithobius mitgetheilte Darstellung beweist einmal, dass diese scheinbar sehr abweichende Spermatozoenform sich in ihrer Entstehung ganz entsprechend den anderen, typischen d. h. geisseltragenden Spermatozoen verhält und sie zeigt weiterhin, dass diejenigen spermatogenetischen Vorgänge, welche bereits für einige bestimmte Abtheilungen des Thierreichs nachgewiesen wurden (Vertebraten, Gastropoden, Insecten), auch weiterhin Geltung besitzen.

Bei unserer Schilderung der Spermatogenese schlossen wir die abweichenden Spermatozoenformen, wie sie bei den Nematoden, Crustaceen, Arachnoïden und Myriopoden vorkommen, von vorn herein aus, um die Einheitlichkeit des Ganzen nicht noch mehr zu stören, als dies an und für sich schon nöthig war. So weit es das Verständniss dieser eigenartigen Samenzellen erforderte, wurde ihre Genese bei Betrachtung der morphologischen Verhältnisse herangezogen.

Litteratur.

Bezüglich der Litteraturangaben verweisen wir ausserdem auf die Verzeichnisse am Schluss der Kapitel IV. u. VI. — Eingehende Litteraturangaben über die Morphologie der Spermatozoen finden sich in den citirten Arbeiten von E. Ballowitz u. Waldeyer, solche über Spermatogenese besonders bei Waldeyer, F. Hermann, Meves, v. Lenhossek, Montgomery, Paulmier.

Auerbach, L. *Ueber einen sexuellen Gegensatz in der Chromatophilie der Keimsubstanzen etc. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Berlin 1891.*

Auerbach, L. *Ueber merkwürdige Vorgänge am Sperma von Dytiscus marginalis. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Berlin. XVI. 1893.*

Auerbach, L. *Bemerkungen über das Sperma von Dytiscus etc. Anatom. Anz. 8. Bd. 1893.*

Auerbach, L. *Spermatologische Mittheilungen. (Paludina, Astacus, Ascaris.) 72. Jahresber. Schles. Ges. f. vaterl. Cultur. Breslau 1894.*

Auerbach, L. *Untersuchungen über die Spermatogenese von Paludina vivipara. Jen. Zeitschr. 30. Bd. 1896.*

Ballowitz, E. *Zur Lehre von der Structur der Spermatozoen. Anat. Anz. 1. Bd. 1886.*

Ballowitz, E. *Untersuchungen über die Structur der Spermatozoen etc. (Vögel). Arch. f. mikr. Anat. 32. Bd. 1888.*

Ballowitz, E. *Fibrilläre Structur und Contractilität. Pflüger's Arch. f. Phys. 46. Bd. 1890.*

Ballowitz, E. *Untersuchungen über die Structur der Spermatozoen (Fische, Amphibien und Reptilien). Arch. f. mikr. Anat. 36. Bd. 1890.*

Ballowitz, E. *Das Retzius'sche Endstück der Säugethierspermatozoen. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Phys. 7. Bd. 1890.*

Ballowitz, E. *Untersuchungen über die Structur der Spermatozoen etc. (Insecten). I. Coleopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. 50. Bd. 1890.*

Ballowitz, E. *Die Bedeutung der Valentin'schen Querbänder am Spermatozoenkopf der Säugethiere. Arch. Anat. u. Phys. Anat. Abth. 1891.*

Ballowitz, E. *Weitere Beobachtungen über den feineren Bau der Säugethierspermatozoen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 52. Bd. 1891.*

Ballowitz, E. *Die innere Zusammensetzung des Spermatozoenkopfes der Säugethiere. Centralbl. f. Physiol. 1891.*

Ballowitz, E. *Weitere spermatologische Beiträge etc. Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Phys. 11. Bd. 1894.*

Ballowitz, E. *Die Doppelspermatozoen der Dyticiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 60. Bd. 1895.*

Ballowitz, K. *Zur Kenntniss der Samenkörper der Arthropoden. Intern. Monatsschrift f. Anat. u. Phys. 11. Bd. 1894.*

Bardeleben, K. v. *Beiträge zur Histologie des Hodens und zur Spermatogenese beim Menschen. Arch. f. Anat. u. Phys. Suppl. 1897.*

Bardeleben, K. v. *Dimorphismus der männlichen Geschlechtszellen bei Säugethieren. Anat. Anz. 13. Bd. 1897.*

Bardeleben, K. v. *Weitere Beiträge zur Spermatogenese beim Menschen. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. 31. Bd. 1898.*

Bedriaga, J. v. *Ueber die Begattung bei einigen geschwänzten Amphibien. Zool. Anz. 5., 14. u. 16. Bd. 1882, 1891 u. 1893.*

Beissner, H. *Die Zwischensubstanz des Hodens und ihre Bedeutung. Arch. f. mikr. Anat. 51. Bd. 1898.*

Benda, C. *Zur Spermatogenese und Hodenstructur der Wirbelthiere. Anat. Anz. 2. Bd. 1887.*

Benda, C. *Untersuchungen über den Bau der functionierenden Samencanälchen einiger Säugethiere etc. Arch. f. mikr. Anat. 30. Bd. 1887.*

Benda, C. *Neue Mittheilungen über die Entwicklung der Genitaldrüsen und über die Metamorphose der Samenzellen. Arch. f. Anat. u. Phys. Phys. Abth. 1891.*

Benda, C. *Ueber die Histogenese des Sauropsidenspermatozoons. Anat. Anz. 7. Bd. 1892. (Verhandl. Anatom. Ges. VI.)*

Benda, C. *Neuere Mittheilungen über die Histogenese der Säugethierspermatozoen. Arch. f. Anat. u. Phys. Phys. Abth. 1897.*

Benda, C. *Ueber die Spermatogenese der Vertebraten und Evertebraten. Arch. f. Anat. u. Phys. Phys. Abth. 1898.*

Beneden, E. van, et Ch. Julin. *La spermatogénèse chez l'Ascaride mégalocephale. Bull. Acad. Roy. Belg. 3e sér. T. 7. 1884.*

Bertacchini, P. *Istogenesi del nemaspermi di Triton cristatus. Intern. Monatsschrift f. Anat. u. Phys. 15. Bd. 1898.*

Bertrachini, P. *Intorno all' Istogenesi dei nemaspermi di Triton crist. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Phys. 17. Band. 1900.*

Bertkau, Ph. *Ueber den Generationsapparat der Araneïden. Arch. f. Naturgesch. 41. Bd. 1875.*

Biondi, D. *Die Entwicklung der Spermatozoiden. Arch. f. mikr. Anat. 25. Bd. 1885.*

Birula, A. *Untersuchungen über den Bau der Geschlechtsorgane bei den Galeodiden. Horae societatis Entomolog. Ross. t. 28. St. Petersburg. 1894.*

Bloomfield, J. E. *On the development of the Spermazoa. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XX. 1880.*

Böhmig, L. *Untersuchungen über rhabdocöle Turbellarien. Zeitschr. f. wiss. Zool. 51. Bd. 1890.*

Boas, J. E. V. *Organe copulateur et accouplement du hanneton. Videnskab. Selsk. Forhandl. Kopenhagen 1893.*

Boveri, Th. *Zellenstudien IV. Ueber die Natur der Centrosomen. Jena 1901.*

Braem, F. *Die geschlechtliche Entwicklung von Plumatella fungosa. Bibl. Zool. 23. H. 1897.*

Brandes, G. *Zur Begattung der Dekapoden. Biol. Centr.-Bl. 17. Bd. 1897.*

Brandes, G. *Die Spermatozoen der Dekapoden. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Berlin. XVI. 1897.*

Brandes, G. *Die Einheitlichkeit im Bau der thierischen Spermatozoen. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1897.*

Brandes, G. *Zum Bau der Spermien. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1898.*

Brandes, G. *Leuckarts Parasiten des Menschen. I, 6. 1901.*

Brandes, G. *Die Begattung der Hirudineen. Abh. Nat. Ges. Halle. 22. Bd. 1901.*

Brauer, A. *Ueber das Ei von Branchipus Grubii von der Bildung bis zur Ablage. Abh. Akad. Wiss. Berlin 1892.*

Brauer, A. *Zur Kenntniss der Spermatogenese von Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. 42. Bd. 1893.*

Brock, J. *Ueber die doppelten Spermatozoen einiger exotischer Prosobranchier. Zool. Jahrb. 2. Bd. 1887.*

Broman, J. *Ueber die Histogenese der Riesenspermien bei Bombinator igneus. Anatom. Anz. Ergänz.-H. 18. Bd. 1900.*

Broman, J. *Ueber Bau und Entwicklung der Spermien von Bombinator igneus. Anatom. Anz. 17. Bd. 1900.*

Broman, J. *Ueber Riesenspermatiden bei Bombinator igneus. Anatom. Anz. 17. Bd. 1900.*

Brown, H. H. *On Spermatogenesis in the Rat. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 25. 1885.*

Brumpt, E. *De l'accouplement chez les Hirudinées. Bull. Soc. Zool. France. t. XXIV. 1899.*

Brumpt, E. *Reproduction des Hirudinées. Mém. Soc. Zool. France. T. XIII. Lille 1900.*

Brunn, A. v. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Samenkörper. Arch. f. mikr. Anat. 12. Bd. 1876.*

Brunn, A. v. *Beiträge zur Kenntniss der Samenkörper und ihrer Entwicklung bei Säugethieren und Vögeln. Arch. f. mikr. Anat. 23. Bd. 1884.*

Brunn, M. v. *Untersuchungen über die doppelte Form der Samenkörper von Paludina vivipara. Arch. f. mikr. Anat. 23. Bd. 1884.*

Brunn, M. v. *Weitere Funde von zweierlei Samenkörperformen in demselben Thier. Zool. Anz. 7. Bd. 1884.*

Bruyne, C. de. *La cellule folliculaire du testicule d'Hydrophilus piceus. Anatom. Anz. XVI (Verhandl. Anatom. Ges.). 1899.*

Bühler, A. *Spermatogenese bei Bufo vulgaris. Anatom. Anz. 10. Bd. 1895. (Verhandl. Anatom. Ges. IX.)*

Bütschli, O. *Ueber Bau und Entwicklung der Samenfäden bei Insecten und Crustaceen. I. u. II. Zeitschr. f. wiss. Zool. 21. Bd. 1871.*

Calkins, N. G. *The spermatogenesis of Lumbricus. Journ. Morph. Vol. XI. 1895.*

Cano, G. *Sviluppo dei Dromidei. Atti R. Acad. Sc. Fis. et Mat. Vol. VI. Ser. II. No. 2. Napoli 1893.*

Cholodkowsky, N. *Zur Frage über die Anfangsstadien der Spermatogenese bei den Insecten. Zool. Anz. 17. Bd. 1894.*

Czermak, N. *Ueber die Spermatozoiden von Salamandra atra. 1849. Ges. Schriften I.*

Dewitz, J. *Ueber die Gesetzmässigkeit in der Ortsveränderung der Spermatozoen und in der Vereinigung derselben mit dem Ei. Arch. f. d. ges. Physiol. 38. Bd. 1886.*

Downing, E. R. *The spermatogenesis of Hydra. Science N. S. Vol. 12. 1900.*

Duval, M. *Recherches sur la spermatogénèse étudieé chez quelques Gastéropodes pulmonés. Revue Sc. Nat. t. VII, VIII. 1878 u. 79.*

Duval, M. *Étude sur la spermatogénèse chez la Paludine vivipare. Revue Sc. Nat. Montpellier. t. VIII. 1879. (Journ. de Micrographie. t. IV. 1880.)*

Duvernoy, M. *Fragments sur les organes de génération (Les spermatophores dans la Sépiole). Mém. Acad. Sc. de l'Institut de France. T. XXIII. 1853.*

Ebner, V. v. *Spermatogenese bei den Säugethieren. Arch. f. mikr. Anat. 31. Bd. 1888.*

Eimer, Th. *Untersuchungen über den Bau und die Bewegung der Samenfäden. Verh. phys.-med. Ges. Würzburg N. F. 6. Bd. 1874.*

Eisen, G. *The spermatogenesis of Batrachoseps. Journ. Morph. Vol. 17. 1900.*

Engelmann, Th. *Ueber die Flimmerbewegung. Jen. Zeitschr. 4. Bd. 1886.*

Erlanger, R. v. *Zur Kenntniss des feineren Baus des Regenwurmhodens und der Hodenzellen. Arch. f. mikr. Anat. 47. Bd. 1896.*

Erlanger, R. v. *Spermatogenetische Fragen. Zool. Centralblatt. 3. u. 4. Bd. 1896 und 1897.*

Erlanger, R. v. *Bemerkungen über die wurmförmigen Spermatozoen von Paludina vivipara. Anatom. Anz. 14. Bd. 1898.*

Etzold, F. *Die Entwicklung der Testikel von Fringilla domestica von der Winterruhe bis zum Eintritt der Brunst. Zeitschr. f. wiss. Zool. 52. Bd. 1891.*

Fabre, L. *Recherches sur l'anatomie des organes reproducteurs et le développement des Myriopodes. Ann. Sc. Nat. 4e sér. T. III. 1855.*

Fick, R. *Ueber die Reifung und Befruchtung des Axolotl-Eis. Zeitschr. f. wiss. Zool. 56. Bd. 1893.*

Fiedler, K. A. *Ueber die Ei- und Spermabildung bei Spongilla fluviatilis. Zeitschrift f. wiss. Zool. 47. Bd. 1888.*

Field, G. W. *Morphology and physiology of Echinoderm spermatozoon. Journ. Morph. Vol. XI. 1895.*

Fischer, P. *Études sur les spermatophores des gastéropodes pulmonés. Ann. Sc. Nat. Zool. 4e sér. T. VII. 1857.*

Flemming, W. *Weitere Beobachtungen über die Entwicklung der Spermatozoen bei Salam mac. Arch. f. mikr. Anat. 31. Bd. 1888.*

Foot, K. Th. *The cocoons and eggs of Allolobophora foetida. Journ. Morph. Vol. 14. 1898.*

Fraisse, P. *Ueber Spermatophoren bei Regenwürmern. Arb. Zool. Inst. Würzburg. 5. Bd. 1881.*

Frankl, O. *Die Ausfuhrwege der Harnsamenniere des Froschs. Zeitschr. f. wiss. Zool. 63. Bd. 1898.*

Friedmann, F. *Rudimentäre Eier im Hoden von Rana viridis. Arch. f. mikr. Anat. 52. Bd. 1898.*

Fürst, C. *Ueber die Entwicklung der Samenkörperchen bei den Beutelthieren. Arch. f. mikr. Anat. 30. Bd. 1887.*

Fürst, C. *Haarzellen und Flimmerzellen. Anatom. Anz. 18. Bd. 1900.*

Gardiner, E. G. *The growth of the ovum, formation of the polar bodies etc. Journ. Morph. Vol. XV. 1898.*

Gasco, F. *Les amours des Axolotls. Zool. Anz. 4. Bd. 1881.*

Gilson, G. *Étude comparée de la spermatogénèse chez les Arthropodes. La Cellule. T. I, II, IV. 1885, 1886, 1888.*

Godlewski, E. *Ueber die Umwandlung der Spermatiden in Spermatozoen bei Helix pomatia. Abh. Akad. Wiss. Krakau 1897.*

Graff, L. v. *Monographie der rhabdocölen Turbellarien. Leipzig 1882.*

Grobben, C. *Beiträge zur Kenntniss der männlichen Geschlechtsorgane der Dekapoden etc. Arb. Zool. Inst. Wien. 1. Bd. 1878.*

Grobben, K. *Ueber die Anordnung der Samenkörper zu Bündeln im Hoden vieler Thiere, sowie deren Ursache. Zool. Anz. 22. Bd. 1899.*

Grünberg, C. *Untersuchungen über die Keim- und Nährzellen in den Hoden und Ovarien der Insecten (noch nicht veröffentlicht).*

Gurwitsch, A. *Studien über Flimmerzellen. Arch. f. mikr. Anat. 57. Bd. 1901.*

Gurwitsch, A. *Der Haarbüschel der Epithelzellen etc. Zugleich ein Beitrag zur Centralkörperfrage in den Epithelien. Arch. f. mikr. Anat. 59. Bd. 1901.*

Heidenhain, M. *Beiträge zur Aufklärung des wahren Wesens der faserförmigen Differenzirungen. Anatom. Anz. 16. Bd. 1899.*

Heider, K. *Die Gattung Lernanthropus. Arb. Zool. Inst. Wien. 2. Bd. 1879.*

Henneguy L. F. *Leçons sur la Cellule. Paris 1896.*

Henneguy, L. F. *Sur les rapports des cils vibratils avec les centrosomes. Arch. Anatom. micr. T. I. 1898.*

Henking, H. *Ueber Spermatogenese bei Pyrrhocoris apt. Zeitschr. f. wiss. Zool. 51. Bd. 1891.*

Hermann, F. *Beiträge zur Histologie des Hodens. Arch. f. mikr. Anat. 34. Bd. 1889.*

Hermann, F. *Structur und Histogenese der Spermatozoen. Merkel-Bonnet's Ergebn. Anat. u. Entw.-Gesch. 2. u. 6. Bd. 1893 u. 1897.*

Hermann, F. *Beiträge zur Kenntniss der Spermatogenese. Arch. f. mikr. Anat. 50. Bd. 1897.*

Hermann, F. *Bemerkungen über die chromatoiden Körper der Samenzellen. Anatom. Anz. XIV. Bd. 1898.*

Herrmann, G. *Recherches sur la spermatogénèse chez les Sélaciens. Journ. Anat. Phys. Vol. 18. 1882.*

Herrmann, G. *Notes sur la structure et le développement des spermatozoides chez les Décapodes. Bull. Sc. de la France et de la Belgique. Vol. XXII. 1890.*

Hertwig, O. *Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Arch. f. mikr. Anat. 36. Bd. 1890.*

Heymons, R. *Die Entwicklungsgeschichte der Scolopendra. Bibliotheca Zool. 13. Bd. 1901.*

His, W. *Untersuchungen über das Ei und die Entwicklung der Knochenfische. Leipzig. 1873.*

Hoeven, J. van der. *Zur Kenntniss von Nautilus pompilius. Verhandl. Akad. Weetenschap. Amsterdam. 3. Deel. 1856 (mit einem Beitrag von Boogaard über die Spermatophoren), und Transact. Zool. Soc. London. Vol. IV. 1862.*

Holmgren, N. *Ueber den Bau der Hoden und die Spermatogenese von Staphylinus. Anatom Anz. 19. Bd. 1900.*

Jensen, O. S. *Die Structur der Samenfäden. Bergen 1879.*

Jensen, O. S. *Recherches sur la spermatogénèse. Arch. de Biol. T. IV. 1883.*

Jensen, O. S. *Untersuchungen über die Samenkörper der Säugethiere, Vögel und Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. 30. Bd. 1887.*

Ishikawa, C. *Spermatogenesis, Oogenesis and fertilization in Diaptomus. Journ. Coll. Sc. Imp. Univ. Tokyo. Vol. V. 1892.*

Julin, Ch. *Oogénèse et spermatogénèse des Ascidiens etc. Bull. Scient. Fr. et Belg. 25. Bd. 1893.*

Kaiser, J. *Die Acanthocephalen und ihre Entwicklung. Bibl. Zool. VII. 1892.*

Keferstein, W., u. Ehlers, E. *Beiträge zur Kenntniss der Geschlechtsverhältnisse von Helix pomatia. Zeitschr. f. wiss. Zool. 10. Bd. 1860.*

Koehler, P. *Recherches sur la double forme des spermatozoïdes chez le Murex. Recueil Zool. Suisse. T. V. 1892.*

Kölliker, A. *Die Bildung der Samenfäden in Bläschen etc. Neue Denkschr. Allg. Schweiz. Gesellsch. 8. Bd. 1847.*

Kölliker, A. *Physiologische Studien über die Samenflüssigkeit. Zeitschr. f. wiss. Zool. 7. Bd. 1856.*

Koenike, F. *Seltsame Begattung unter den Hydrachniden. Zool. Anz. 14. Bd. 1891.*

Korff, K. v. *Zur Histogenese der Spermien von Helix pomatia. Arch. f. mikr. Anat. 54. Bd. 1899.*

Korotneff, A. *Beiträge zur Spermatologie. Arch. f. mikr. Anat. 31. Bd. 1888.*

Kowalevsky, A. *Imprégnation hypodermique chez l'Haementaria costata. C. R. Ac. Sc. Paris. T. 129. 1899.*

Kowalevsky, A. *Étude biologique de l'Haementaria costata. Mém. Acad. Sc. St. Pétersbourg. 8e sér. T. XI. 1900.*

Kowalevsky, A. *Phénomènes de la fécondation chez l'Helobdella algira. Mém. Sc. Zool. France. T. XIII. 1900.*

Kräpelin, K. *Die deutschen Süsswasser-Bryozoen. Abh. Nat. Ver. Hamburg. I. u. II. Theil. 1887 u. 1892.*

Krause, Arth. *Nackte Landschnecken von Tenerifa. Sitz.-Ber. Ges. Nat. Fr. Berlin 1894.*

Lang, A. *Die Polycladen des Golfs von Neapel. Fauna u. Flora. XI, 1884.*

Lameere, A. *Recherches sur la réduction karyogamique. Thèse. Bruxelles 1890.*

Lankester, E. Ray. *On the structure and origin of the spermatophores etc. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XI. 1871.*

Lankester, E. Ray. *Motility of the Spermatozoa of Limulus. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XVIII. 1878.*

Lee, Bolles A. *La spermatogénèse chez les némertiens. Recueil Zool. Suisse. T. IV. 1887.*

Lee, Bolles A. *La spermatogénèse chez les chétognathes. La Cellule. T. IV. 1888.*

Lee, Bolles A. *La regression du fuseau caryocinétique etc. La Cellule. T. XI. 1895.*

Lee, Bolles A. *Les cinèses spermatogénétiques chez l'Helix pomatia. La Cellule. T. XIII. 1897.*

Lee, Bolles A. *Les „sphères attractives" et le Nebenkern des Pulmonés. La Cellule. T. XVI. 1899.*

Lenhossek, M. v. *Beiträge zur Kenntniss der Zwischenzellen des Hodens. Arch. f. Anat. und Phys. Anat. Abth. 1897.*

Lenhossek, M. v. *Untersuchungen über Spermatogenese. Arch. f. mikr. Anat. 51. Bd. 1898.*

Lenhossek, M. v. *Ueber Flimmerzellen. Anatom. Anz. XIV. Erg.-Heft. (Anat. Vers. Kiel.) 1898.*

Lespès, M. Ch. *Mém. sur les spermatophores des grillons. Ann. Sc. Nat. 4e sér. Zool. T. III u. IV. 1855.*

Leuckart, R. *Die menschlichen Parasiten. II. Bd. Leipzig. 1876.*

Leydig, F. *Ueber Paludina vivipara. Zeitschr. f. wiss. Zool. 2. Bd. 1850.*

Leydig, F. *Anatomisches über Branchellion u. Pontobdella. Zeitschr. f. wiss. Zool. 3. Bd. 1851.*

Leydig, F. *Ueber Artemia salina und Branchipus stagnalis. Zeitschr. f. wiss. Zool. 3. Bd. 1851.*

Leydig, F. *Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Thiere. Bonn. 1883.*

Löwenthal, N. *Die Spermatogenese bei Oxyuris ambigua. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Phys. 6. Bd. 1889.*

Loisel, G. *Cellules germinatives. Ovules mâles. Cellules de Sertoli. C. r. Ac. Paris. t. 131. p. 1229. 1900.*

Loisel, G. *Études sur la spermatogénèse chez le moineau domestique. Journ. Anat. Physiol. Vol. 36, 1900 u. 37. 1901.*

Lukjanow, S. M. *Einige Bemerkungen über sexuelle Elemente beim Spulwurm des Hundes. Arch. f. mikr. Anat. 34. Bd. 1889.*

Mayer, P. *Zur Entwicklungsgeschichte der Dekapoden. Jen. Zeitschr. 11. Bd. 1877.*

McGregor, J. H. *The Spermatogenesis of Amphiuma. Journ. Morph. Vol. XV. Suppl. 1899.*

Merkel, F. *Erstes Entwicklungsstadium der Spermatozoiden. Unters. Anatom. Inst. Rostock 1874.*

Meves, F. *Ueber eine Metamorphose der Attractionssphaeren in den Spermatogonien von Salamandra maculosa. Arch. f. mikr. Anat. 44. Bd. 1894.*

Meves, F. *Ueber die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra maculosa. Arch. f. mikr. Anat. 48. Bd. 1896.*

Meves, F. *Ueber Structur und Histogenese der Samenfäden von Salamandra. Mittheil. Ver. Aerzte Schlesw.-Holstein. V, 1897.*

Meves, F. *Ueber Centralkörper in den männlichen Geschlechtszellen von Schmetterlingen. Anat. Anz. 14. Bd. 1897.*

Meves, F. *Zur Entstehung der Axenfäden menschlicher Spermatozoen. Anatom. Anz. 14. Bd. 1897.*

Meves, F. *Ueber Structur und Histogenese der Samenfäden von Salamandra maculosa. Arch. f. mikr. Anat. 48. u. 50. Bd. 1897 u. 1898.*

Meves, F. *Ueber das Verhalten der Centralkörper bei der Histogenese der Samenfäden von Mensch und Ratte. Anatom. Anz. XIV. Erg.-Heft. (Verh. Anatom. Ges. Kiel.) 1898.*

Meves, F. *Ueber Entstehung und Schicksal der Schwanzmanschette bei der Bildung der Samenfäden. Mittheil. d. Ver. Aerzte Schlesw.-Holstein. VII, 1898.*

Meves, F. *Bericht über die Zelltheilung. Merkel-Bonnet: Ergebn. Anat. Entw.-Gesch. 6. u. 8. Bd. 1896 u. 98.*

Meves, F. *Ueber Structur und Histogenese der Samenfäden des Meerschweinchens. Arch. f. mikr. Anat. 54. Bd. 1899.*

Meves, F. *Ueber den von v. la Valette St. George entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. Arch. f. mikr. Anat. 56. Bd. 1900.*

Meves, F. *Ueber die sog. wurmförmigen Samenfäden von Paludina und über ihre Entwicklung. Mittheil. Ver. Schlesw. Holst. Aerzte X. 1901 (auch in Anatom. Anz. 19. Bd. Ergänz.-Heft, Vers. Bonn 1901).*

Miescher, F. *Die Spermatozoen einiger Wirbelthiere. Ein Beitrag zur Histochemie. Verh. Nat. Ges. Basel. 6. Bd. 1878.*

Milne Edwards, H. *Les spermatophores des Céphalopodes. Ann. Sc. Nat. (2). T. XVIII. 1842.*

Montgomery, Th. H. *Stichostemma Eilhardi. Zeitschr. f. wiss. Zool. 59. Bd. 1895.*

Montgomery, Th. H. *The spermatogenesis in Pentatoma up to the formation of the spermatid. Zool. Jahrb. Abth. f. Anatom. 12. Bd. 1898.*

Montgomery, Th. H. *Spermatogenesis of Peripatus. Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. 14. Bd. 1900.*

Moore, J. E. S. *Some points in the Spermatogenesis of Mammalia. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Phys. 11. Bd. 1894.*

Moore, J. E. S. *On the structural changes in the reproductive cells during the spermatogenesis of Elasmobranchs. Quart. Journ Micr. Sc. Vol. 38. 1896.*

Müller, F. *De Hirudinibus circa Berolinum huc usque observatis. In.-Diss. Berlin. 1844.*

Müller, W. *Die Spermatogenese der Ostracoden. Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. u. Ont. 3. Bd. 1889.*

Müller, W. *Die Ostracoden des Golfs von Neapel. Fauna und Flora XXI. 1894.*

Munk, H. *Ueber die Ei- und Samenbildung und Befruchtung bei den Nematoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 9. Bd. 1858.*

Murray, J. A. *Contributions to a Knowledge of the Nebenkern in the Spermatogenesis of Pulmonata. Zool. Jahrb. Anat. Abth. 11. Bd. 1898.*

Name, W. G. van. *The maturation fertilization etc. of the Planarians. Trans. Connecticut Acad. Vol. X. 1899.*

Niessing, G. *Untersuchungen über die Entwicklung und den feinsten Bau der Samenfäden einiger Säugethiere. Verh. Phys.-Med. Ges. Würzburg. N. F. 22. Bd. 1888.*

Niessing, C. *Die Betheiligung von Centralkörper und Sphäre am Aufbau des Samenfadens bei Säugethieren. Arch. f. mikr. Anat. 48. Bd. 1897.*

Niessing, C. *Kurze Mittheilung über Spermatogenese. Anat. Anz. 18. Bd. 1900.*

Nusbaum, J. *Die Entstehung des Spermatozoon aus der Spermatide bei Helix lutescens. Anatom. Anz. XVI. Bd. 1900.*

Nussbaum, M. *Anatomische Studien an californischen Cirripedien. Bonn 1890. Bericht in Sitz.-Ber. Akad. Berlin 1887.*

Nussbaum, M. *Die Entstehung des Geschlechts bei Hydatina senta. Arch. f. mikr. Anat. 49. Bd. 1897.*

Ortmann, A. E. *Crustaceen (Fortsetzung spec. Dekapoden) in Bronns Classen und Ordnungen des Thierreichs. Bd. V. II — 1900.*

Packard, A. S. *On the development of Limulus polyphemus. Memoirs Boston. Soc. Nat. Hist. Vol. II. 1872.*

Paulmier, F. C. *The spermatogenesis of Anasa tristis. Journ. Morph. Vol. XV. Suppl. 1899.*

Peter, K. *Die Bedeutung der Nährzelle im Hoden. Arch. f. mikr. Anat. 53. Bd. 1899.*

Peter, K. *Das Centrum für die Flimmer- und Geisselbewegung. Anatom. Anz. 15. Bd. 1899.*

Pictet. *Recherches sur la spermatogénèse chez quelques Invertebrés de la Méditerranée. Mitth. Zool. Stat. Neapel. 10. Bd. 1891.*

Plate, L. *Beiträge zur Naturgeschichte der Rotatorien. Jen. Zeitschr. 19. Bd. 1885.*

Platner, G. *Ueber die Spermatogenese bei den Pulmonaten. Arch. f. mikr. Anat. 25. Bd. 1885.*

Platner, G. *Zelltheilung und Samenbildung in der Zwitterdrüse von Limax agrestis. Arch. f. mikr. Anat. 33. Bd. 1889.*

Platner, G. *Samenbildung und Zelltheilung im Hoden der Schmetterlinge. Ebenda. 33. Bd. 1889.*

Plato, J. *Die interstitiellen Zellen des Hodens und ihre physiologische Bedeutung. Arch. f. mikr. Anat. 48. Bd. 1896.*

Plenge, H. *Ueber die Verbindung zwischen Geissel und Kern bei den Schwärmzellen der Mycetozoen und bei Flagellaten etc. Nat. Med. Ver. Heidelberg. 6. Bd. 1899.*

Poléjaeff, N. *Ueber das Sperma und die Spermatogenese bei Sycandra raphanus Haeckel. Sitz.-Ber. Math.-Nat. Cl. Akad. Wiss. Wien. 86. Bd. I. Abh. 1883.*

Prenant, A. *Contribution à l'histogénèse du tube séminifère. Intern. Mon.-Schr. f. Anat. u. Phys. 6. Bd.*

Prenant, A. *Observations cytologiques sur les éléments séminaux de la Scolopendre et de la Lithobie. La Cellule. T. III. 1887.*

Prenant, A. *Observations cytologiques sur les éléments séminaux des Reptiles. La Cellule. T. IV. 1888.*

Prenant, A. *Observations sur les éléments cytologiques des Gastéropodes pulmonés. La Cellule. T. IV. 1888.*

Prenant, A. *Sur la signification de la cellule accessoire du testicule et sur la comparaison morphologique des éléments du testicule et de l'ovaire. Arch. Anat. et Physiol. T. 28. 1892.*

Racovitza, E. *Sur l'accouplement de quelques Céphalopodes (Sepiola, Rossia, Octopus). Compt. rend. Acad. Paris. t 118, 1894.*

Racovitza, E. *Mœurs et reproduction de la Rossia. Arch. Zool. Esp. Gén. 3e sér. T. II, 1894.*

Racovitza, E. *Accouplement et fécondation chez l'Octopus. Arch. Zool. Exp. Gén. 3e sér. T. II. 1894.*

Rath, O. vom. *Beiträge zur Kenntniss der Spermatogenese von Salamandra maculosa. Zeitschr. f. wiss. Zool. 57. Bd. 1893.*

Rath, O. vom. *Zur Kenntniss der Spermatogenese von Gryllotalpa vulgaris. Arch. f. mikr. Anat. 40. Bd. 1892.*

Rawitz, B. *Die Theilung der Hodenzellen und die Spermatogenese bei Scyllium canicula. Arch. f. mikr. Anat. 53. Bd. 1899.*

Regaud, C. *Origine, renouvellement et structure des spermatogonies chez le rat. Anat. Anz. XVI. (Verh. Anat. Ges.) 1899.*

Regaud, C. *Contribution à l'étude de la cellule de Sertoli et de la spermatogénèse chez les Mammifères. Bibl. Anatom. T. 7. 1899.*

Renson, G. *De la spermatogénèse chez les mammifères. Arch. de Biol. T. III. 1882.*

Repiachoff, W. *Zur Spermatologie der Turbellarien. Zeitschr. f. wiss. Zool. 56. Bd. 1893.*

Retzius, G. *Zur Kenntniss der Spermatozoen. Biol. Unters. 1881.*

Rückert, J. *Die erste Entwicklung des Eis der Elasmobranchier. Festschr. f. C. v. Kupffer. Jena 1899.*

Ryder, J. A. *The microscopic sexual characters of the american oyster etc. Bull. U. S. Fish. Comm. Vol 2, 1882.*

Sabatier, A. *Spermatogénèse chez les Crustacés décapodes. Mém. Acad. Sc. Montpellier. 2e sér. T. I. No. 1. 1893.*

Sabatier, A. *De la spermatogénèse chez les poissons sélaciens. Trav. Inst. Zool. Montpellier. No. 4. 1896.*

Sadones. *Zur Biologie (Befruchtung) der Hydatina senta. Zool. Anz. 20. Bd. 1897.*

Sars, J. O. *On the propagation and early development of Euphausiidae. Arch. for Math. og Naturvid. 20. Bd. 1898.*

Schaub, R. v. *Ueber die Anatomie von Hydrodroma. Sitz.-Ber. K. Akad. Wien. Math.-Nat. Cl. 97. Bd. 1888.*

Schneider, A. *Monographie der Nematoden. Berlin 1866.*

Schneider, A. *Ueber die Auflösung der Eier und Spermatozoen in den Geschlechtsorganen. Zool. Anz. 3. Bd. 1880.*

Schneider, A. *Das Ei und seine Befruchtung. Breslau 1883.*

Schneider, C. C. *Untersuchungen über die Zelle. Arb. zool. Institut. Wien. 9. Bd. 1891.*

Schuberg, A. *Beiträge zur Histologie der männlishen Geschlechtsorgane von Hirudo und Aulastomum etc. Zeitschr. f. wiss. Zool. 66. Bd. 1899.*

Schulze, F. E. *Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Spongien. Zeitschr. f. wiss. Zool. 25.—35. Bd. 1875—1881.*

Schweigger-Seidel, F. *Ueber die Samenkörper und ihre Entwicklung. Arch. f. mikr. Anat. 1. Bd. 1865.*

Selenka, G. *Studien über Entwicklungsgeschichte der Thiere. IV. Opossum. Wiesbaden. 1887.*

Sertoli, E. *Dell' esistenza di particolari cellule ramificate dei canaliculi seminiferi del testiculo umano. 1865.*

Sertoli, E. *Sulla struttura dei canali seminiferi del testiculo. Gazett. Med. Ital. 1875.*

Siebold, Th. v. *Ueber die Spermatozoiden der Locustinen. Nov. Acta Leop.-Carol. 13. Bd. 1845.*

Simroth, H. *Ueber die Gattungen Parmacochlea, Parmarion und Microparmarion. Zool. Jahrb. Abth. f. Syst. 11. Bd. 1898.*

Stieda, L. *Zur Naturgeschichte der mexikanischen Kiemenmolche. Die Fortpflanzung. Sitz.-Ber. Nat. Ges. Dorpat. 4. Bd. 1875.*

Stuhlmann, F. *Beiträge zur Anatomie der inneren männlichen Geschlechtsorgane und zur Spermatogenese der Cypriden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 44. Bd. 1887.*

Suzuki, B. *Ueber die Entstehung des Mittelstücks der Samenfäden von Selachiern. Anatom. Anz. XV. Bd. 1899.*

Swaen, A., et Masquelin, H. *Étude sur la spermatogénèse. Arch. de Biol. T. IV. 1883.*

Tellyesniczky, K. *Ueber den Bau des Eidechsenbodens. Math.-Nat. Ber. Ungarn. 13. Bd. 1897.*

Thallwitz, J. *Ueber die Entwicklung der männlichen Keimzellen bei den Hydroiden. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. 18. Bd. 1885.*

Tichomirow, A. *Zur Anatomie des Insectenhodens (Spermatogenese — Verson'sche Zelle). Zool. Anz. 21. Bd. 1898.*

Tönniges, C. *Beiträge zur Spermatogenese und Oogenese der Myriopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 71. Bd. (Noch nicht erschienen.)*

Toyama, K. *On the spermatogenesis of the Silk Worm. Bull. Imp. Univ. Coll. of Agricult. Vol. II. 1894.*

Valentin, G. *Histologische und physiologische Studien. Zeitschr. f. rat. Med. 18. Bd. 1863.*

Valette, St. George, A. v. la. *Ueber die Genese der Samenkörper. Arch. f. mikr. Anat. 1., 3., 10., 12. u. 15. Bd 1865—78.*

Valette St. George, A. v. la. *Spermatologische Beiträge. Arch. f. mikr. Anat. 25., 27., 28. u. 30. Bd. 1885—87.*

Valette St. George, A. v. la. *Zur Samen- und Eibildung beim Seidenspinner. Arch. f. mikr. A. 50. Bd. 1897.*

Valette St. George, A. v. la. *Die Spermatogenese bei den Säugethieren und beim Menschen. Acad. Schrift. Bonn. 1898.*

Vejdovsky, F. *System und Morphologie der Oligochaeten. Prag 1884.*

Verson, E. *La spermatogenesi nel Bombyx mori. Padua. 1889.*

Verson, E. *Zur Spermatogenese. Zool. Anz. 12. Bd. 1889.*

Verson, E. *Zur Beurtheilung der amitotischen Kerntheilung. Biol. Centralbl. 11. Bd. 1891.*

Verson, E. *Zur Spermatogenesis bei der Seidenraupe. Zeitschr. f. wiss. Zool. 58. Bd. 1894.*

Verson, E. *Sull' ufficio della cellula gigante nei follicoli testicolari degli insetti. Annuario d. R. bacologica di Padova. Vol. 27. 1899.*

Voigt, W. *Ueber Ei und Samenbildung bei Branchiobdella. Arb. Zool.-Inst. Würzburg. 7. Bd. 1885.*

Wagner, J. *Zur Kenntniss der Spermatogenese bei den Spinnen. Arb. K. Nat. Ges. St. Petersburg. 26. Bd. 1896.*

Waldeyer, W. *Ueber Bau und Entwicklung der Samenfäden. Anat. Anz. 2. Bd. 1887.*

Wasielewski, v. *Die Keimzone in den Genitalschläuchen von Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. 41. Bd. 1893.*

Weismann, A. *Die Samenbildung bei den Daphnoiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 33. Bd. 1879.*

Weismann, A. *Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen. Jena. 1883.*

Whitman, C. O. *Spermatophores as a means of hypodermic impregnation. Journ. Morph. Vol. IV. 1891.*

Wiedersperg, G. v. *Beobachtungen über Entstehen und Vergehen der Samenkörper bei Triton. Wiener medicin. Jahrb. 1886, und Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Samenkörper. Arch. f. mikr. Anat. 25. Bd. 1885.*

Wilcox, E. V. *Spermatogenesis of Caloptenus femur-rubrum and Cicada tibicen. Bull. Mus. Comp. Zool. Harr. Coll. Vol. 27. 1895.*

Wilcox, E. V. *Further studies on the spermatogenesis of Caloptenus. Ebenda. Vol. XXIX. 1896.*

Wilcox, E. V. *Human spermatogenesis. Anat. Anz. 17. Bd. 1899.*

Zacharias, O. *Spermatozoen von Polyphemus. Zeitschr. f. wiss. Zool. 41. Bd. 1885.*

Zeller, E. *Ueber die Befruchtung der Urodelen und Berichtigung. Zeitschr. f. wiss. Zool. 49. u. 51. Bd., 1890 u. 1891.*

Zimmermann, K. W. *Ueber den Kerntheilungsmodus bei der Spermatogenese von Helix pomatia. Anat. Anz. VI. (Verh. Anatom. Ges.) 1891.*









